Y. TURQUIER

PARIJS

Contribution à la connaissance des Cirripèdes Acrothoraciques

1972

Extrait des
ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE
& GÉNÉRALE
Tome 113 — fascicule 4 — pp. 499-551

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Arch. Zool. exp. gén., **113**, pp. 499-551, 1972.

CONTRIBUTION A LA CONNAISSANCE DES CIRRIPÈDES ACROTHORACIQUES [1]

par

Yves TURQUIER

Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés,
105, Boulevard Raspail, Paris-6e
et Station Biologique de Roscoff

Manuscrit reçu le 20 janvier 1972

SOMMAIRE

Introduction et Historique 504

PREMIÈRE PARTIE : Le cycle de développement de *Trypetesa nassarioides* et de *Trypetesa lampas* 507

Chapitre I. *Développement embryonnaire* 507

1. Embryogenèse précoce 507
2. Organogenèse larvaire 509

Chapitre II. *Développement larvaire* 510

1. Le degré de condensation du développement 510
2. Le problème du dimorphisme sexuel des larves 511

Chapitre III. *Métamorphose des larves cypris* 513

1. Métamorphose des cypris femelles 513
2. Métamorphose des cypris mâles 515

Chapitre IV. *Discussion* 517

1. La réalisation des caractères propres aux Trypetesidae au cours de leur ontogenèse 518
2. La morphogenèse des Acrothoraciques comparée à celle des autres Cirripèdes 521

(1) Ce travail constitue le mémoire principal d'une Thèse de Doctorat d'Etat soutenue le 29 février 1972, à l'Université de Paris-VI.

Deuxième partie : Vie endolithique et biologie des Trypetesidae 523
Chapitre I. *Vie commensale* 523
1. Les conditions intrinsèques préalables à la fixation 525
2. Réalisation de l'association 526
3. Spécificité et permanence de l'association 527
Chapitre II. *Croissance et mue* 529
1. Caractères structuraux du tégument 530
2. Les modalités de la mue 532
Chapitre III. *Reproduction et sexualité* 535
1. Reproduction et vie fixée 536
2. Sexualité et évolution 537
Troisième partie : Conclusion. Les relations phylogénétiques des Acrothoraciques 540
Chapitre I. *Affinités des Acrothoraciques avec les Pédonculés* 541
1. Preuves morphologiques et anatomiques 541
2. Preuves embryologiques 542
Chapitre II. *Originalité et spécialisation des Acrothoraciques* 543
Conclusion 545
Bibliographie 546

RÉSUMÉ

Les Trypetesidae sont les seuls Cirripèdes Acrothoraciques représentés sur nos côtes. Leur étude a permis de préciser la place qu'ils occupent au sein des Cirripèdes.

A. La première partie de ce travail est consacrée à l'étude de l'ontogenèse de *Trypetesa nassarioides* et de *T. lampas*.

1. L'œuf est télolécithe. L'évolution précoce de l'embryon suit des modalités très voisines de celles que l'on observe chez les Thoraciques, notamment chez les espèces à œufs riches en vitellus (segmentation totale et très fortement inégale; plan de clivage oblique dès la première mitose; gastrulation épibolique). L'évolution particulière de l'endoderme (formation d'un syncytium; masse vitelline indivise) n'a pas d'équivalent chez les autres Cirripèdes. L'embryogenèse est très différente de celle des Rhizocéphales.

2. Les larves sont lécithotrophes. La réduction de la durée de la vie larvaire libre est fréquente dans le groupe.

Le sexe des larves est déterminé avant leur fixation, mais elles ne présentent pas de dimorphisme sexuel. Les variations de leur taille qui ont été observées sont d'origine trophique.

3. Dans les deux sexes, la structure des cypris est identique et leur métamorphose commence par des transformations homologues : destruction de structures larvaires préexistantes (glandes cémentaires, yeux composés, muscles); mise en place d'une ébauche rudimentaire de pédoncule; rotation de la masse viscérale dans le plan sagittal. Elles divergent ensuite très profondément.

Chez la femelle, la mue de la cypris libère une pupe qui modifie une seconde fois l'orientation de son corps et creuse le substrat. Elle se transforme

en un organisme infère dont l'anatomie présente quelques ressemblances avec celle des Iblidae.

Chez le mâle, il n'y a pas de stade pupe. Les transformations subies par la larve sont beaucoup plus profondes que chez la femelle. Presque tous les organes sont lysés; le développement de l'appareil génital est prépondérant et bouleverse l'anatomie du mâle. Des structures somatiques (thorax et manteau) participent à son édification.

La mue de la cypris libère un organisme imaginal, mais nain. Le passage de l'état juvénile à l'état adulte est brusque (croissance du lobe orchidien, torsion du corps, achèvement rapide de la morphogenèse de l'appareil génital). Bien que les mâles ne se nourrissent pas, ils peuvent se reproduire aussitôt après leur métamorphose et féconder plusieurs pontes successives.

L'étude de la métamorphose illustre, de façon relativement satisfaisante, les lois de von Baer et la parenté des Acrothoraciques avec les Pédonculés.

B. Dans la seconde partie ont été envisagées les répercussions de la vie endolithique sur la biologie des Acrothoraciques.

1. L'étude des conditions favorables à la fixation des cypris montre que l'association des *Trypetesa* avec les Pagures résulte de l'action simultanée de facteurs endogènes (âge des larves; exigences de la cypris quant au choix de l'hôte) et de facteurs externes (nature de l'hôte et du substrat; conditions écologiques). Le rôle attractif du Pagure est précisé; la sensibilisation bio-chimique du Cirripède au cours de sa vie embryonnaire joue sans doute un grand rôle dans la réalisation et le maintien de l'association.

2. La vie fixée a entraîné des modifications structurales du tégument et des modifications adaptatives des modalités de la mue. Mais les processus mis en œuvre s'intègrent dans un mécanisme de type arthropodien classique.

— Le tégument n'est pas minéralisé. Seules les lèvres palléales sont renforcées. Cependant, elles ne sont pas homologues des pièces capitulaires des Thoraciques. Il existe, chez *Trypetesa,* des pièces pseudo-scutales sur lesquelles s'insère le muscle adducteur des valves de la cypris.

— L'animal est fixé au substrat par un disque cémentaire dont la structure est décrite. Il n'y a pas de glandes cémentaires différenciées.

— Le renouvellement du tégument est total lors de la mue. Le disque s'agrandit grâce au fonctionnement particulier des cellules hypodermiques à son niveau.

— L'activité perforante des *Trypetesa* est sans doute en rapport avec l'activité de certaines cellules hypodermiques à caractère glandulaire.

3. L'activité génitale des Trypetesidae présente des variations saisonnières qui reflètent leur origine méridionale. Les femelles adultes présentent deux maxima de ponte, l'un au début du printemps, l'autre en été.

Les mâles sont capables de féconder plusieurs pontes successives en dépit de leur vie relativement brève; ils sont soumis à un remplacement au cours de la vie de la femelle, au fur et à mesure de leur épuisement.

La signification des mâles nains et le problème de la sexualité des Acrothoraciques sont discutés.

C. La troisième partie est consacrée à l'étude des rapports phylogénétiques des Acrothoraciques avec les autres Cirripèdes.

La classification actuelle des Cirripèdes ne reflète pas de façon satisfaisante les relations phylogénétiques probables entre les différents ordres. Notamment, les Rhizocéphales sont très différents de l'ensemble des Cirripèdes non parasites. D'autre part, les caractères morphologiques, anatomiques, embryologiques et biologiques des Acrothoraciques révèlent de nombreuses affinités avec les Pédonculés et, plus particulièrement, avec les Iblidae.

Mais les Acrothoraciques constituent, par ailleurs, un ensemble suffisamment spécialisé pour ne pouvoir être incorporé au sein des Thoraciques. Ils n'en constituent qu'un rameau détaché précocement de la souche ancestrale.

SUMMARY

Boring barnacles which occur along the french coast belong to the single family Trypetesidae. Their study has shown what place they have got among Cirripedia.

A. The first part of this work is a study on the ontogenesis of *Trypetesa nassarioides* and *T. lampas*.

1. Eggs are telolecithal. The early embryogenesis has much in common with that observed in related rich yolk egged thoracican barnacles (cleavage complete and very unequal; cleavage plane oblique as soon as the first division; epibolic gastrulation). The evolution of the endoderm layer cannot be compared with that of any other species of Cirripedia (a vitelline syncytium takes shape and the yolk mass is not broken off). The embryogenesis of *Trypetesa* is rather different of that described in the rhizocephalan eggs.

2. Larvae are lecithotrophic. The time of larval life is often shortened. The sex is determined before the larvae settles, but no sexual dimorphism occurs in the cyprids. Environmental conditions (especially the trophic ones) can affect greatly their size.

3. The morphology of cypris is the same in both sexes. The metamorphosis includes homologous changes : degeneration of larval structures (cement glands, compound eyes, muscles); building of a peduncle rudiment; rotation of the visceral mass. Later, the metamorphosis becomes quite different from one sex to another.

The pupae (or « post-cypris ») appears after the ecdysis of the female cypris. It changes its orientation for the second time by twisting its peduncule and begins to excavate the substratum. The young underground female is released after the pupae's cuticle has been shed off; its anatomy looks like the Iblidae's one.

No pupae stage exists in the male. The changes of the male cypris are very much wider as in the female larvae. Almost the whole of organs are destroyed. The development of the sexual apparatus is preponderating and upsets the male's anatomy. Some somatic tissues (thorax and mantle) are interested in its building. The dwarf male of *Trypetesa* is an imago. The passage from the young to the adult stage is sudden (growth of the testis bag; twisting of the body; morpho-

genesis of the sexual apparatus). Dwarf males do not feed, but they are able to mate as soon as their metamorphosis is over; they can fertilize several successive egg masses.

The study on the metamorphosis of *Trypetesa* gives a rather good illustration of the von Baer's laws; it reveals relationship between acrothoracican and stalked barnacles.

B. In the second part, the biology of the boring barnacles has been studied.

1. A study on the conditions promoting settlement of the cyprid larvae has shown that the association of *Trypetesa* with hermit crabs is due to both endogenous and external factors (age of cyprids; choice of the hermit crab; host and substratum qualities; environmental conditions). The attractive role of the crab is specified. A biochemical imbuation occurs during the barnacle embryonnic development; it is most important for the larvae to find and recognize its host.

2. The sedentary life of barnacles has brought about adaptative changes in the integument structure and in the moulting process. But the acrothoracican way of moulting remains a typical arthropod one.

— The integument is soft. Only the mantle lips bear some thickenings; they are not homologous to the thoracian capitulum plates. In *Trypetesa,* the exoskeleton bears pseudo-scutal plates on which the adductor muscle is fastened.

— A horny disc (or "cemented area") attaches firmly the barnacle to the substratum; its structure is described. No true cement glands may exist.

— The integument is completly shed off at each molt. The horny disc spreads owing to the peculiar activity of the hypodermic cells along its margin.

— The boring activity of *Trypetesa* is perhaps due to some glandular hypodermic cells.

3. The breeding activity of *Trypetesa* affords seasonnal variations in relation with their southern origin. Adult females show two breeding maxima (early spring and summer).

The dwarf males are able to fertilize several egg-masses in spite of their rather short life. They are successively substitued all the female's life long, when their testis is empty.

The meaning of dwarf males and the sexual type of acrothoraciacn barnacles have been discussed.

C. The third part is a study on relationship affinities of the Acrothoracica. The taxis must hold up the mirror of these. Particularly, the Rhizocephala are very different from non-parasitic Cirripedia. On another hand, boring barnacles are related to stalked barnacles, especially the Iblidae, through their morphology, anatomy, embryology and biology.

However, the Acrothoracica make up a specialized phylum and they may have evolved from the cirripedian ancestral stock for a very long time.

INTRODUCTION ET HISTORIQUE

En 1849, HANCOCK décrivait, sous le nom d'*Alcippe lampas*, un Cirripède perforant, premier représentant d'un type structural entièrement nouveau. Tant par ses caractères morphologiques (corps enfermé dans un sac à paroi chitineuse, présence d'un disque adhésif, appendices uniramés) que par ses caractères biologiques (vie endolithique, gonochorisme), *Alcippe* justifiait, aux yeux de HANCOCK, la création d'une division particulière à l'intérieur de la sous-classe des Cirripèdes : l'ordre des Cryptosomata.

Toutefois, dans sa remarquable monographie des Cirripèdes (1851-1854), DARWIN ne jugeait pas utile de conserver le groupe des Cryptosomata et plaçait *Alcippe* parmi les Pédonculés (« Lepadidae » dans sa terminologie), au voisinage, notamment, des genres *Scalpellum* et *Ibla*. Cependant, dans le second volume de son ouvrage (1854), DARWIN créait, pour le genre nouveau *Cryptophialus*, l'ordre des Abdominalia. Selon DARWIN, en effet, et bien que la ressemblance entre *Alcippe* et *Cryptophialus* ne lui ait pas échappé, la métamérie des deux genres serait très différente, *Cryptophialus* ayant notamment conservé un abdomen bien développé.

Au cours de la seconde moitié du XIX^e^ siècle, deux nouveaux genres ont été décrits et classés parmi les Abdominalia de DARWIN : *Kochlorine* (NOLL, 1872) et *Lithoglyptes* (AURIVILLIUS, 1892). Malgré les réserves émises par GERSTAECKER (1879), dans la première édition du « Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs », et malgré l'excellent travail descriptif de BERNDT (1903*a*) sur *Alcippe lampas*, il fallut attendre la monographie de GRUVEL (1905) pour que soit définitivement corrigée l'erreur de DARWIN. C'est en effet à GRUVEL que revient le mérite d'avoir interprété correctement la structure des « Abdominalia », en dépit des informations fort restreintes dont il disposait. GRUVEL a montré que la métamérie de ces Cirripèdes est masquée par une annulation superficielle du corps, et que les appendices portés par l'extrémité de celui-ci appartiennent au thorax, l'abdomen étant fort rudimentaire.

GRUVEL proposa donc de supprimer le terme d'Abdominalia « puisqu'il consacre une erreur » et de le remplacer par celui d'Acrothoraciques, dont l'étymologie souligne clairement les caractères morphologiques essentiels du groupe. Cet auteur a montré, en outre, que le genre *Alcippe* (1) s'apparente étroitement aux genres *Cryptophialus*, *Kochlorine* et *Lithoglyptes*, et doit être inclus avec eux dans une même unité systématique pour laquelle il proposa une diagnose fort judicieuse.

Après le travail de GRUVEL et les diverses mises au point de BERNDT (1907), les Acrothoraciques sont restés étrangers aux préoccupations des naturalistes pendant près d'un demi-siècle. Ces animaux constituent, en effet, un matériel peu accessible, et l'on conçoit que les biologistes ne leur aient accordé qu'une attention limitée. Le mémoire de KÜHNERT (1934) sur le développement larvaire de *Trypetesa lampas* devait rester, pendant de longues années, le seul travail important concernant la biologie des Acrothoraciques.

Enfin, et depuis une vingtaine d'années seulement, notre connaissance de ce groupe s'est remarquablement et brusquement étendue grâce, notamment, aux travaux d'UTINOMI (1954 à 1964) et de TOMLINSON (1953 à 1969). De nombreuses espèces nouvelles ont été découvertes et étudiées d'un point de vue systématique; leur connaissance, en même temps qu'elle révélait une diversification relativement importante, a confirmé le bien-fondé du concept d'Acrothoraciques. Les caractères morphologiques et biologiques des représentants de ce groupe s'inscrivent, sans exception, dans le cadre proposé par GRUVEL pour définir l'ordre. Quelque peu confus au départ, le statut de la plupart des espèces actuellement connues a été clarifié très récemment (TOMLINSON, 1969*a*).

Cependant, la biologie très particulière de ces Cirripèdes soulevait de nombreux problèmes qui, pour la plupart, n'avaient pas été abordés : développement ontogénétique, répercussions de la vie endolithique sur

(1) Le nom d'*Alcippe* ayant été préalablement utilisé pour désigner un genre d'Oiseaux (BLYTH, 1844), NORMAN (1903) propose de le remplacer par celui de *Trypetesa*. Cependant, ce dernier nom est resté inusité jusqu'à la publication de la seconde édition du « Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs » (KRÜGER, 1940).

les divers aspects de la biologie de ces Crustacés (nutrition, croissance, reproduction, éthologie).

L'étude des solutions que les Acrothoraciques ont apportées à chacun de ces problèmes offre, en outre, un exemple particulièrement instructif d'adaptation à des conditions écologiques remarquablement strictes.

C'est dans cet esprit que j'ai entrepris, à partir de 1965, l'étude des Trypetesidae de nos côtes. Le genre *Trypetesa* est, en effet, le seul genre d'Acrothoraciques actuellement connu dans nos régions. Il est représenté, dans la Manche, par deux espèces : *T. lampas* (Hancock), 1849, et *T. nassarioides* Turquier, 1967*a*. Une forme très voisine de *T. lampas* habite la Méditerranée occidentale.

La première partie de ce mémoire sera consacrée à l'étude du développement ontogénétique de *Trypetesa,* depuis la fécondation de l'œuf jusqu'à l'achèvement de la métamorphose des cypris. Les problèmes biologiques plus particuliers, concernant la croissance et la mue, la vie commensale, la reproduction, seront traités dans une seconde partie. Dans la conclusion seront envisagés, en fonction de nos connaissances actuelles, les rapports des Acrothoraciques avec les autres Cirripèdes.

Première partie

LE CYCLE DE DÉVELOPPEMENT DE *TRYPETESA NASSARIOIDES* ET DE *TRYPETESA LAMPAS*

Lorsque Gruvel proposa une définition de l'ordre des Acrothoraciques, les éléments dont il disposait étaient essentiellement limités à la morphologie d'animaux adultes. La connaissance des formes larvaires était très insuffisante, et celle du développement ontogénétique pratiquement nulle. La diagnose proposée par Gruvel relève donc, pour grande part, d'une remarquable intuition. L'étude du cycle de développement, chez *Trypetesa*, confirme les vues de cet auteur.

Chapitre I

Développement embryonnaire
(Turquier, 1967*c*).

L'œuf de *Trypetesa* est télolécithe. Avant son expulsion hors des voies génitales de la mère, chaque œuf est entouré par une enveloppe (« tertiäre Eihülle » de Kaufmann, 1965) que sécrète l'épithélium de l'oviducte terminal. Le développement embryonnaire se poursuit, dans la cavité incubatrice de la femelle, sous la protection de cette mince coque externe; il aboutit à la constitution d'un nauplius qui sera libéré par rupture de l'enveloppe et commencera aussitôt sa vie pélagique.

1. *Embryogenèse précoce.*

L'embryogenèse précoce des Cirripèdes est actuellement bien connue grâce à un certain nombre de travaux minutieux réalisés chez divers représentants des principaux groupes. Les noms de Bigelow

(1902, chez *Lepas*), Delsman (1917, chez *Balanus balanoides*) et Krüger (1922, chez *Scalpellum scalpellum*) resteront attachés à la connaissance du développement embryonnaire des Thoraciques. De nombreux travaux, plus récents, ont confirmé, dans l'ensemble, les résultats acquis par ces auteurs.

J'ai pu suivre le développement embryonnaire et retracer la généalogie des différents blastomères chez *Trypetesa nassarioides* (Turquier, 1967*c*). Il résulte de ce travail que, comme chez les Thoraciques étudiés, la segmentation de l'œuf de *Trypetesa* s'apparente incontestablement au type spiral. Cependant, des divergences importantes se manifestent précocement entre la segmentation des Cirripèdes et celle des Spiralia.

— Les fuseaux sont, *dès la première division*, obliques par rapport à l'axe antéro-postérieur de l'embryon; cette première division est totale et toujours inégale. De plus, la ségrégation des cellules primordiales de l'ectoderme et de l'endoderme se fait dès le stade 2 (et non au stade 8).

— Les cellules du stade 4 ne sont pas équivalentes entre elles, car l'endoderme se constitue à partir des descendants de l'un des blastomères (homologue du blastomère « D » de la nomenclature classique).

Malgré ces réserves importantes, la suite du développement embryonnaire s'apparente, dans ses caractéristiques fondamentales, à l'embryologie de type spiral.

— Le déplacement actif des blastomères sortant de division entraîne un isolement topographique des descendants des blastomères « B » et « D » (isolement qui se maintiendra jusqu'à l'achèvement de la gastrulation), le pôle animal de l'embryon étant exclusivement occupé par les descendants des blastomères « A » et « C ».

— La gastrulation est épibolique.

— Les téloblastes primaires dérivent d'un blastomère ($d^{5.2}$ dans la terminologie de Bigelow) homologue du blastomère *2d* de la terminologie classique.

D'autre part, l'énorme surcharge vitelline de l'œuf de *Trypetesa* entraîne des modifications plus ou moins profondes de la segmentation qui rappellent ce que l'on observe chez les autres Cirripèdes à œufs télolécithes (en particulier chez *Scalpellum*) : la segmentation, totale, est très fortement inégale; cette inégalité apparaît dès la première division et, par la suite, affecte exclusivement l'unique macro-

mère; en conséquence, l'évolution des descendants du blastomère « D » accuse un retard de plus en plus grand à chaque « génération » (« gestzmässige Anordnung » ou « abgrenzbar Teilungsschritt » de KAUFMANN, 1965). On peut d'ailleurs pousser assez loin la comparaison entre l'embryogenèse précoce de *Trypetesa* et celle des Scalpellidae, mais la parenté avec le développement d'œufs mérolécithes (comme ceux de *Lepas* par exemple) reste toujours évidente.

Par contre, le développement embryonnaire des Acrothoraciques et de l'ensemble des Cirripèdes *sensu stricto* s'écarte notablement de celui des Rhizocéphales : BOCQUET-VÉDRINE a en effet montré, chez *Chthamalophilus* d'abord (1960, 1961), puis chez *Sacculina* (1965*b*), que la segmentation des Rhizocéphales ne garde pratiquement aucune trace de développement spiral à la différence de ce que l'on observe chez les Cirripèdes non parasites (1).

2. *Organogenèse larvaire.*

On pouvait dès lors penser que le développement embryonnaire des Acrothoraciques était calqué sur celui des Pédonculés à œufs télolécithes. Il n'en est rien car, au-delà du stade à 16 blastomères, l'embryogenèse se poursuit selon des modalités originales. La plus intéressante est, sans doute, celle qui caractérise l'évolution de l'endoderme. A partir du stade 16, en effet, la division du noyau du macromère n'est plus suivie d'une cytodiérèse, et aucun micromère n'est éliminé en direction du pôle animal de l'embryon. Les deux noyaux-fils restent inclus dans la masse vitelline qui ne se morcelle pas. D'autres mitoses surviennent plus tard et se poursuivent après l'achèvement de la gastrulation, mais aucune d'entre elles n'entraîne la fragmentation du vitellus. Il n'apparaît pas de « feuillet » endodermique, mais un *syncytium vitellin*. Corrélativement, le tube digestif ne se forme pas.

L'absence de tube digestif, chez le nauplius de *Trypetesa*, résulte donc d'une déviation particulièrement précoce des processus organogénétiques. De ce fait, elle revêt une signification phylogénétique fort

(1) Les observations d'ANDERSON (1965) chez *Ibla quadrivalvis* font apparaître, dans ce genre, des modifications très profondes de l'embryogenèse précoce. En particulier, les deux premières divisions de l'œuf ne seraient pas obliques mais radiales.

intéressante, et la lécithotrophie qu'elle détermine chez les larves ne s'apparente en rien à celle des larves de certains Pédonculés (*Scalpellum* et *Ibla* notamment) ; chez celles-ci, en effet, l'endoderme évolue selon un schéma relativement classique, en dépit d'une surcharge vitelline considérable (Kaufmann, 1965 ; Anderson, 1965).

Chapitre II

Développement larvaire

Les stades larvaires de la plupart des Acrothoraciques ne sont pas connus de façon précise. Il semble toutefois qu'une condensation du développement, se traduisant par une réduction du nombre des stades naupliens ou par la libération directe de cypris, soit fréquente.

D'autre part, le gonochorisme qui caractérise ces Cirripèdes pose le problème d'un éventuel dimorphisme des larves.

1. *Le degré de condensation du développement.*

L'existence d'une phase nauplienne dans le développement larvaire des Acrothoraciques n'est connue, avec certitude, que chez trois espèces : *Berndtia purpurea* (Utinomi, 1961), *Trypetesa lampas* (Kühnert, 1934) et *T. nassarioides* (Turquier, 1967*b*). Chez les espèces de nos côtes, la phase nauplienne comprend quatre stades. Les nauplius possèdent les caractères habituels des larves de Cirripèdes, leur particularité essentielle résidant, comme chez les Rhizocéphales, dans l'absence totale de tube digestif. La mue du métanauplius libère une cypris dont la vie libre peut être relativement fort longue.

La condensation du développement, observée chez de nombreuses espèces de Lithoglyptidae et de Trypetesidae, n'entraîne pas nécessairement la suppression de toute vie pélagique. D'ailleurs, la structure de ces cypris ne diffère pas fondamentalement de celle des autres espèces ; ces larves possèdent, notamment, un thorax musculeux bien développé portant six paires d'appendices natatoires qui assurent la locomotion. La libération de cypris par la femelle ovigère assure une meilleure

protection des portées, en diminuant sensiblement la durée de la vie larvaire libre.

Chez les Cryptophialidae, la rétention des larves dans la cavité incubatrice de la femelle jusqu'au stade cypris s'accompagne d'une remarquable simplification anatomique des larves. En particulier, celles-ci sont dépourvues d'appendices thoraciques, la partie postérieure du corps se prolongeant par un court moignon garni de quelques soies (Berndt, 1906). Un tel degré de régression appendiculaire n'est connu, chez les Cirripèdes, que dans le cas des cypris des Rhizocéphales *Chthamalophilus delagei* et *Boschmaella balani* (Bocquet-Védrine, 1961, 1969). Corrélativement, la dissémination de ces larves ne peut être que passive, ce qui influe sur la répartition géographique des espèces concernées. En effet, Batham et Tomlinson (1965) ont noté que, le long des côtes néo-zélandaises, la densité des individus d'*Australophialus melampygos* atteint des valeurs étonamment élevées, car les larves, incapables de nager, se fixent sur l'hôte dès leur sortie de la cavité palléale maternelle. Des observations analogues ont été rapportées par Tomlinson (1969 *a*) chez divers autres Cryptophialidae.

En conclusion, chez les Cirripèdes, l'importance de la surcharge vitelline de l'œuf, en entraînant un ralentissement des processus organogénétiques, peut provoquer des modifications, généralement mineures, de leur évolution (isolement plus ou moins tardif des cellules endodermiques, par exemple). Toutefois, elle n'entraîne pas de perturbations profondes de l'organogenèse qui se déroule, à l'intérieur de chaque groupe, selon des modalités caractéristiques. Le degré de condensation du développement semble donc indépendant de la richesse des œufs en vitellus, contrairement à l'opinion émise par Anderson (1965) ; elle reflète plutôt une tendance phylogénétique propre à chaque groupe comme semblerait le prouver le cas des Cryptophialidae chez les Acrothoraciques ou celui des Akentrogonoidea chez les Rhizocéphales.

2. *Le problème du dimorphisme sexuel des larves.*

Le dimorphisme particulièrement accusé des individus adultes, chez les Cirripèdes possédant des mâles nains, ne se manifeste généralement que fort tardivement au cours de leur ontogenèse. Toutefois, Veillet (1943, 1960) et Yanagimachi (1961) ont montré que, chez cer-

tains Rhizocéphales, les larves se répartissent, notamment par leur taille, en deux catégories distinctes, et que cette différence morphologique constitue le premier critère de discrimination sexuelle des individus. Cependant, Veillet (1943, 1960, 1961) a également montré que l'existence de deux types de larves n'a aucune valeur générale et que, suivant les espèces, ces deux types ne sont pas toujours biométriquement différenciables.

Pour les Acrothoraciques, dont le dimorphisme sexuel est particulièrement accusé chez les adultes, le problème se pose dans les mêmes termes. La simple observation ne permet pas de déceler de différences morphologiques entre les larves d'une même espèce (Kühnert, 1934), et l'examen des caryotypes conduit aux mêmes conclusions (White, 1970; Turquier, 1972). Toutefois, l'étude biométrique de *Trypetesa nassarioides* révèle de notables variations de la taille (Turquier, 1972). Chez les nauplius du premier stade notamment, les valeurs moyennes sont susceptibles de varier dans une large mesure en fonction du temps, les variations saisonnières étant, de loin, les plus importantes.

L'hypothèse d'un déterminisme génétique sexuel des variations observées ne saurait être retenue car, d'une part, les individus des deux sexes apparaissent, dans la nature, pendant toute la période de reproduction et, d'autre part, il est possible d'obtenir *in vitro* la métamorphose d'individus des deux sexes à partir des larves d'une même portée (Turquier, 1970*a* et *b*). Il est donc probable que la taille des larves dépend, essentiellement, des conditions trophiques rencontrées par la mère au cours de sa vitellogenèse. Les observations de Barnes (1953) sur les cypris de divers Operculés corroborent cette hypothèse. Barnes a en effet constaté que les cypris de *Balanus balanoides*, *Balanus crenatus* et *Verruca stroemia*, récoltées dans le plancton, présentent d'amples variations de taille, et attribue l'origine de ces variations aux différences de conditions écologiques auxquelles les parents ont été soumis.

Ceci n'exclut pas, de toutes manières, que le sexe des larves soit déterminé avant la fixation. En effet, l'étude éthologique des cypris au moment de leur métamorphose montre que ces larves sont capables de se fixer *in vitro* et de se métamorphoser *spontanément*. La différenciation morphologique des individus en pupes femelles ou en mâles juvéniles apparaît ainsi comme indépendante des conditions de fixation, et se déroule en fonction des seuls impératifs de leur propre

patrimoine génétique. La première manifestation éthologique liée au sexe des larves concerne le choix du substrat : les larves femelles se fixent dans des coquilles de Gastéropodes habitées par des Pagures; dans les conditions naturelles, les larves mâles ne se métamorphosent que dans la loge occupée par une femelle adulte.

Chapitre III

Métamorphose des larves cypris

La transformation de la cypris en un Cirripède juvénile se réalise, dans les deux sexes, au cours d'une période de bouleversements intenses qui constituent une authentique métamorphose. La connaissance des événements morphogénétiques qui la caractérisent fournit des informations précieuses sur la signification des structures des animaux adultes et, d'autre part, sur les affinités des Acrothoraciques avec les autres Cirripèdes.

1. *Métamorphose des cypris femelles*

(Turquier, 1970 c).

Immédiatement après que la cypris se soit fixée, deux séries d'événements participent, de façon concomitante, à la transformation de son organisation.

— La dégénérescence, par histolyse, affecte un grand nombre de structures larvaires et, notamment, les glandes cémentaires, les yeux composés et la plus grande partie de la musculature à l'exception du muscle adducteur des valves. Il est intéressant de remarquer que, chez *Trypetesa,* aucun élément phagocytaire n'entre en jeu au cours de la sarcolyse, à la différence de ce qui a été observé chez d'autres Cirripèdes (Walley, 1969) et, plus généralement, chez tous les Arthropodes dont le cycle de développement comporte des métamorphoses.

La musculature larvaire, notamment au niveau du thorax, est également le siège d'une importante dédifférenciation. Les massifs cellulaires dédifférenciés jouent ultérieurement un rôle très important.

— Des mouvements morphogénétiques modifient simultanément l'aspect extérieur et l'orientation de la larve. D'une part, le collapsus des lèvres palléales antérieures et la turgescence de la région céphalique de la cypris entraînent la disparition de la cavité palléale antérieure et l'élimination des yeux composés : une ébauche, homologue d'un pédoncule rudimentaire, se différencie dans la moitié antérieure de l'animal. D'autre part, la masse viscérale tout entière pivote, dans le plan sagittal, autour du muscle adducteur des valves. Au cours de cette rotation, la masse nerveuse cérébroïde migre en direction postéro-ventrale, entraînant avec elle l'œil nauplien; les structures thoraciques dédifférenciées se rétractent et amorcent un mouvement de bascule vers l'avant.

A l'issue de ces mouvements morphogénétiques, l'orientation de la larve est entièrement modifiée. La masse viscérale est condensée en un « *nucleus* » (1) autour du système nerveux central, et courbée en U comme chez tous les Cirripèdes non parasites.

Pendant ce temps, le tégument de la région antérieure de la larve subit, localement, des modifications qui aboutissent à la formation d'un socle dans lequel est emprisonnée la partie proximale du second article des antennules. Lorsque la cypris mue, ses antennules restent solidaires du corps par l'intermédiaire de ce socle et lui permettent de rester adhérente au substrat malgré l'élimination de la dépouille squelettique.

La mue de la cypris libère une forme larvaire propre aux Acrothoraciques, la « pupe ». Chez *Trypetesa,* celle-ci a l'aspect d'un minuscule Pédonculé fixé au substrat grâce aux antennules de la cypris. Le tégument de cet organisme est très épais, mais ne comporte aucune structure calcifiée. La région capitulaire renferme essentiellement le « *nucleus* » au niveau duquel les principaux organes (et, notamment, le thorax) sont présents sous forme de masses cellulaires indifférenciées. La cavité palléale est pratiquement close.

La torsion du pédoncule de la pupe entraîne une seconde modification de l'orientation du corps de la larve. Une rotation de 180° dans

(1) Le terme de « *nucleus* » a été choisi pour souligner l'*analogie* qui existe entre la structure qui vient d'être décrite et celle qui, chez les Rhizocéphales, donne naissance à la masse viscérale du parasite adulte. Il n'y a toutefois aucune *homologie* entre ces structures.

un plan perpendiculaire au plan sagittal amène le futur bord carénal du corps en contact avec le substrat. Le bord carénal était, primitivement, appuyé contre la voussure dorsale de la carapace.

Le creusement du substrat commence immédiatement après cette seconde rotation du corps. Pendant ce temps, une poussée histogénétique importante se manifeste au niveau du « *nucleus* » et affecte, en particulier, les structures céphaliques et la partie distale du thorax. Enfin, l'ébauche du tube digestif se développe, mais elle n'est pas encore fonctionnelle.

La mue de la pupe libère une femelle juvénile infère dont l'organogenèse est encore inachevée. Cependant, un certain nombre de caractères importants sont d'ores et déjà apparents.

— Les antennules larvaires sont abandonnées avec la dépouille de la pupe. La région pédonculaire de la jeune femelle est très régressée par rapport à celle du stade précédent.

— Le tégument de la femelle juvénile présente deux différenciations symétriques au niveau desquelles s'insèrent les fibres du muscle adducteur des valves de la cypris que la sarcolyse avait épargné. Ces structures, de nature épicuticulaire, ne peuvent être homologuées à des scuta rudimentaires; en dépit de leur localisation, elles représentent des néoformations dont on ne connaît pas d'équivalent chez les autres Cirripèdes.

— L'activité particulière des cellules hypodermiques, qui se manifeste localement le long du bord rostral du manteau, conditionne la mise en place de l'ébauche du disque cémentaire. Aucun appareil glandulaire spécialisé n'est différencié.

— Les cellules germinales, déjà différenciées chez la cypris nageuse, ne sont plus repérables. Leur évolution est inhibée pendant un temps relativement fort long, et aucune ébauche d'appareil génital n'est discernable.

2. *Métamorphose des cypris mâles*

(Turquier, 1971 *a*).

En dépit du profond dimorphisme sexuel qui existe entre les adultes de *Trypetesa*, les processus morphogénétiques de la métamorphose se déroulent de façon rigoureusement parallèle au cours des

premiers stades. Les divergences liées au dimorphisme sexuel apparaissent ultérieurement.

Les transformations de la cypris mâle, homologues de celles que subit la larve femelle, concernent les processus fondamentaux de la métamorphose. Après la fixation de la cypris par ses antennules, l'histolyse, fort active, affecte, comme chez la femelle, les glandes cémentaires, les yeux composés et la musculature. De même, les structures thoraciques se dédifférencient partiellement. La région antérieure de la larve se transforme en un pédoncule rudimentaire et la cavité palléale antérieure s'oblitère. La masse viscérale se condense et bascule dans le plan sagittal.

Mais, avant même que la cypris mâle ne prépare sa mue, les processus morphogénétiques divergent de ceux que l'on observe chez la larve femelle. Ces divergences concernent, d'une part, l'évolution des structures anatomiques et, d'autre part, le degré de condensation du développement.

— *Différences anatomiques.*

La rotation de la masse viscérale dans le plan sagittal de la cypris s'accentue après la mue de celle-ci. L'histolyse des structures larvaires, très active, n'épargne pratiquement aucun organe : la sarcolyse est totale, et il ne subsiste plus, chez le mâle juvénile, qu'une masse nerveuse constituée de deux ganglions et « l'organe jaune », homologue rudimentaire du tube digestif de la femelle. Il ne subsiste aucune trace ni de la métamérie, ni des appendices.

Cependant, l'évolution de l'ébauche génitale, à partir du massif de cellules germinales de la cypris, est particulièrement précoce et se poursuit pendant toute la durée de la métamorphose. Le pénis se forme aux dépens de la région distale, dédifférenciée, du thorax. La gaine pénienne est constituée par le manteau de la région postérieure du corps, et le canal étroit qu'elle circonscrit est homologue de la cavité palléale de la femelle. Enfin, l'hypertrophie tardive du lobe orchidien, qui contient l'ébauche de la gonade, perturbe la symétrie de l'animal et rend pratiquement méconnaissable le plan anatomique initial.

— *Degré de condensation de la métamorphose.*

Les larves mâles ne subissent, au cours de leur métamorphose, qu'une seule mue. Le stade pupe, bien défini chez la femelle, fait défaut chez le mâle. Cependant, les transformations morphologiques et physiologiques que nécessite le passage de l'état juvénile à l'état adulte se déroulent au cours de deux phases distinctes de la vie post-cypridienne du mâle.

Au cours de la phase juvénile, la morphologie externe de l'animal se modifie, la rotation de la masse viscérale s'achève et l'ébauche pénienne est mise en place. L'ébauche testiculaire évolue également et les cellules germinales entrent en méïose.

L'achèvement de la morphogenèse du mâle est marquée par la croissance brutale du lobe orchidien, malgré l'absence de mue. La gamétogenèse se poursuit et le tractus génital s'achève rapidement.

L'accélération du développement de l'appareil génital du mâle et l'absence de seconde mue déterminent, pour l'animal, la possibilité de se reproduire dans des délais fort brefs. Alors que la femelle n'émet sa première ponte qu'après une phase de croissance de plusieurs mois, le mâle est capable de féconder une ponte deux semaines environ après l'éclosion du nauplius dont il procède.

Enfin, le mâle est incapable de se nourrir. Il survit exclusivement sur les réserves de l'œuf dont il est issu. Cette entière autonomie implique que sa durée de vie soit sensiblement inférieure à celle des individus femelles; toutefois, il est capable d'assurer la fécondation de plusieurs pontes successives.

Chapitre IV

Discussion

La connaissance détaillée de l'ontogenèse relativement complexe des Acrothoraciques montre que le début du développement ressemble étroitement à celui des Cirripèdes non parasites, et que l'apparition de leurs caractères propres est, le plus souvent, fort tardive. En ce

sens, le développement des *Trypetesa* constitue une illustration intéressante des lois de von Baer (1828), et sa connaissance revêt une grande importance.

De plus, la confrontation des résultats obtenus chez *Trypetesa* avec ce que l'on sait du développement des autres Cirripèdes permet de mieux comprendre les affinités des Trypetesidae et, probablement, de l'ensemble des Acrothoraciques. Il serait toutefois souhaitable que notre connaissance de la métamorphose des Cirripèdes s'enrichisse de recherches nouvelles car, assez paradoxalement, elle ne repose que sur un petit nombre de travaux dont les résultats sont parfois divergents.

1. *La réalisation des caractères propres aux Trypetesidae au cours de leur ontogenèse.*

Si, chez *Trypetesa,* le développement embryonnaire et larvaire se déroule, jusqu'à un stade avancé, selon des modalités comparables à celles des autres Cirripèdes non parasites, les processus ontogénétiques portent cependant l'empreinte d'une parenté beaucoup plus lointaine et beaucoup plus générale. Toutefois, les larves de *Trypetesa* demeurent toujours distinctes de celles des autres Crustacés car elles présentent, à chaque étape de leur ontogenèse, un mélange de caractères structuraux communs à l'ensemble des larves de Cirripèdes et de caractères plus particuliers qui les singularisent.

La segmentation de l'œuf de *Trypetesa* s'apparente à celle des Cirripèdes « classiques » ; celle-ci illustre, comme Bigelow (1902) l'avait déjà montré, une modification particulière de la segmentation spirale typique des Annélides et des Mollusques. Or, selon Vaghin (1947), cette déviation originale de la segmentation spirale serait en fait caractéristique de l'ensemble des Arthropodes. Dans les cas les plus modifiés, cette parenté ne se manifesterait plus que par le rapprochement typique de deux des blastomères du stade 4 au pôle animal de l'embryon.

Anderson (1969) ne partage pas cette opinion. Selon lui, l'embryogenèse des Crustacés s'oppose à celle d'un « onychophoran-myriapod-hexapod assemblage of Arthropods ». Dans ce dernier en-

semble, le développement dériverait d'une altération secondaire de la segmentation annélidienne en rapport avec la surcharge vitelline, sans que les modalités de la mise en place des feuillets embryonnaires soient modifiées : développement du tube digestif à partir des descendants des blastomères A, B et C; développement du mésoderme à partir des descendants du blastomère D. Or, chez les Cirripèdes, l'évolution des descendants des blastomères du stade 4 est exactement inversée (Turquier, 1967 *c*); il n'est donc pas possible de rapprocher leur type de segmentation de celui des Arthropodes autres que les Crustacés.

La vie embryonnaire de *Trypetesa* s'achève par la libération d'un nauplius, larve caractéristique de la classe des Crustacés. Mais, dès son éclosion, ce nauplius possède également les caractères propres aux larves de la plupart des Cirripèdes (cornes latéro-frontales en relation avec des cellules glandulaires particulières; structures sensorielles frontales; topographie de la musculature appendiculaire; présence d'une apophyse épineuse prolongeant le corps vers l'arrière). Toutefois, l'absence totale de tube digestif confère à la larve de *Trypetesa* une particularité remarquable; ce caractère, indépendant de la structure télolécithe de l'œuf, résulte d'une modification précoce de l'embryogenèse et acquiert, de ce fait, une signification évolutive certaine.

L'essentiel des structures anatomiques de la cypris s'ébauche au cours des derniers stades naupliens (Walley, 1969). En dépit de variations spécifiques dont il est difficile, dans l'état actuel de nos connaissances, de mesurer l'importance réelle, l'anatomie de cette larve est relativement homogène à l'intérieur de la sous-classe. Toutefois, l'appartenance à l'un des différents ordres de Cirripèdes est déjà décelable chez la cypris : celle des Acrothoraciques, dépourvue de tube digestif comme celle des Rhizocéphales, ne renferme pas de nodule de cellules-souches.

L'achèvement de la vie larvaire libre et les premières phases de la métamorphose se déroulent également suivant un processus commun à l'ensemble des Cirripèdes non parasites : les antennules jouent, grâce à leur structure hautement spécialisée, un rôle essentiel au moment de la fixation. Celle-ci est suivie d'un certain nombre d'évènements dont les plus significatifs sont l'histolyse de nombreux organes

larvaires (yeux composés et musculature, notamment) et la rotation de la masse viscérale dans le plan sagittal de la larve. Ces bouleversements splanchnologiques et les phénomènes histologiques qui les accompagnent constituent une véritable métamorphose (Walley, 1969; Turquier, 1970 *c*).

Au-delà de ce stade, les modifications morphologiques et anatomiques que subit la larve portent la marque plus particulière de l'ordre auquel appartient chaque espèce. La métamorphose des Acrothoraciques se caractérise, en effet, par un certain nombre de processus dont on ne trouve pas d'équivalent chez les autres Cirripèdes. Bien qu'il soit difficile, en l'absence de travaux parallèles sur les larves d'autres espèces, d'apprécier le degré de généralité des informations recueillies chez *Trypetesa,* il est toutefois possible de considérer comme particulière à la métamorphose des Acrothoraciques la réalisation des caractères suivants : les glandes cémentaires larvaires dégénèrent; la région antérieure évolue en une ébauche pédonculaire qui restera rudimentaire; le sarcolyse survient sans l'intervention d'éléments phagocytaires spécialisés; le thorax se dédifférencie et se condense en un « *nucleus* » autour du système nerveux central; la première paire de péréiopodes, dédifférenciée également, s'isole précocement des autres appendices thoraciques au cours de la rotation de la masse viscérale.

Enfin, à l'intérieur du genre *Trypetesa,* les divergences observées entre les métamorphoses des larves des deux sexes se manifestent encore plus tard. En particulier, la simplification anatomique qui caractérise les mâles nains semble procéder d'une évolution relativement tardive de la morphogenèse. En outre, le développement du lobe orchidien, propre à un petit nombre d'espèces seulement, ne survient que dans la phase ultime de la métamorphose.

L'apparition des caractères propres aux Acrothoraciques résulte donc du déroulement singulier de leur ontogenèse. Les caractères les plus généraux se manifestent d'abord; les caractères qui apparaissent ensuite sont d'autant plus particuliers que les modifications des processus morphogénétiques qui les déterminent surviennent plus tardivement.

D'autre part, l'étude du développement de *Trypetesa* étaye la diagnose que Gruvel (1905) avait proposée pour définir les Acrotho-

raciques; elle permet, en outre, de distinguer les caractères d'ordre palingénétique qui caractérisent ces Cirripèdes au sein de la sous-classe.

Le résultat le plus important concerne, notamment, l'évolution du thorax. Chez la femelle, en dépit de la profonde dédifférenciation des structures appendiculaires, il est possible d'observer l'évolution de la première paire de péréiopodes après la fixation de la cypris. Dès le début de la rotation de la masse viscérale, ces appendices se dégagent de l'enveloppe tégumentaire qui les contenait et s'appliquent, sous forme de deux moignons très courts, contre l'ébauche de cône buccal. On peut suivre sans difficulté leur morphogenèse ultérieure en « cirres buccaux ». D'autre part, la partie postérieure du thorax subsiste, pendant fort longtemps, sous une forme très régressée. Le massif cellulaire ainsi constitué donne naissance, ultérieurement, au groupe de cirres caractéristiques (« terminal cirri ») dont la signification a pu être établie avec certitude.

En outre, la comparaison entre les deux sexes montre que le thorax subit une évolution tout à fait parallèle : d'abord dédifférencié partiellement et affecté par le mouvement de rotation de la masse viscérale, il subit ensuite une importante phase d'histogenèse. Bien que le terme de celle-ci soit fort différent d'un sexe à l'autre, *la métamorphose des Acrothoraciques est caractérisée par une double organogenèse du thorax.*

2. *La morphogenèse des Acrothoraciques comparée à celle des autres Cirripèdes.*

Bien que ce problème doive être discuté plus largement à la fin de ce mémoire, il est utile de souligner dès à présent la position originale que les caractères de leur métamorphose confèrent aux Acrothoraciques.

D'une part, il s'apparentent incontestablement aux Pédonculés dont ils reproduisent, dans une large mesure, la phase précoce de l'ontogenèse. La valeur phylogénétique de cet argument doit toutefois être précisée car certaines des ressemblances entre les Acrothoraciques et divers Pédonculés, bien que se manifestant fort tôt au cours de l'embryogenèse, sont la conséquence d'une égale richesse de l'œuf en

vitellus chez un certain nombre d'espèces (décalage des divisions des premiers blastomères et, notamment, des descendants du blastomère D, par exemple). Or, l'importance des réserves vitellines varie dans une large mesure à l'intérieur des Pédonculés, et la signification évolutive de ce caractère est sans doute limitée. Par contre, il est tout à fait improbable que des caractères embryologiques aussi fondamentaux que le type de segmentation et les modalités de la blastogenèse aient pu se maintenir de façon aussi précise au cours de l'évolution des Cirripèdes sans impliquer une parenté entre les différents groupes où ces caractères se manifestent. La valeur palingénétique de ceux-ci ne peut donc être contestée.

En outre, l'évolution de certains organes larvaires au cours de la métamorphose et, notamment, de celle du muscle adducteur des valves de la cypris, permet de préciser les affinités des Acrothoraciques. Chez la larve femelle de *Trypetesa,* ce muscle échappe à l'histolyse et persiste, sans modifications importantes, après la métamorphose. Chez la femelle juvénile il reste en position ventrale par rapport à l'œsophage, et *cette disposition primitive a été conservée, parmi les Pédonculés adultes, dans le seul genre Ibla* (Batham, 1946). L'isolement topographique de la première paire de péréiopodes, qui se manifeste très précocement au cours de la métamorphose de *Trypetesa,* apparaît également chez quelques Pédonculés et, notamment, chez les Iblidae.

D'autre part, la métamorphose des Acrothoraciques présente un certain nombre de particularités qui évoquent le cas des Rhizocéphales : histolyse particulièrement poussée des structures larvaires et, notamment, des glandes cémentaires qui disparaissent totalement; ébauche d'une seconde phase organogénétique et différenciation d'un stade larvaire particulier après la mue de la cypris fixée.

Mais les Acrothoraciques présentent également tout un ensemble de caractère originaux dont certains (l'évolution de l'endoderme, par exemple) permettent d'inférer une divergence évolutive fort ancienne.

Deuxième partie

VIE ENDOLITHIQUE ET BIOLOGIE DES TRYPETESIDAE

Par leur cycle de développement et leur organisation morphologique, les *Trypetesa* se situent à un niveau de spécialisation très particulier à l'intérieur de la sous-classe des Cirripèdes. L'étude de certains aspects de leur biologie confirme leur originalité. En particulier, j'ai tenté de comprendre dans quelle mesure l'éthologie des larves au moment de la métamorphose est liée à l'apparition de liens de dépendance privilégiés avec les Pagures. D'autre part, les répercussions de la vie sessile et endolithique sur les mécanismes de la croissance et de la mue, ainsi que sur les modalités de la reproduction ont entraîné des modifications adaptatives qui leur sont propres.

Chapitre I

Vie commensale

(Turquier, 1970 *b*)

La répartition des animaux dans la nature est liée à un ensemble de facteurs dont l'action interfère et permet la réalisation d'un équilibre précaire, perpétuellement remis en question. Les exigences écologiques propres à chaque espèce rendent compte, dans leurs grandes lignes, des modalités de la colonisation par celle-ci d'un biotope déterminé. Mais l'action des facteurs édaphiques ou écologiques n'est pas seule en cause, et les facteurs biotiques peuvent avoir une large influence. Les relations interspécifiques s'exercent généralement sous une forme restrictive (prédation, compétition), mais elles peuvent également constituer un élément favorable à l'implantation d'une espèce dans certains biotopes.

La zonation des populations d'Operculés intertidaux constitue une remarquable illustration du premier cas; les conditions écologiques

locales et la compétition interspécifique agissent conjointement dans la réalisation de cet équilibre naturel.

L'association fréquente des Cirripèdes avec d'autres espèces animales répond au contraire à la seconde éventualité. Les rapports établis avec d'autres organismes représentent un très large éventail de cas dont l'analyse n'a que rarement été abordée. Or, il est très frappant qu'en dehors d'exemples de phorésie manifestement fortuits, le choix du substrat par de nombreuses espèces semble remarquablement strict, même chez les formes non parasites. L'épibiontie de certains Pédonculés sur les colonies d'Hydraires ou sur des Echinodermes, de divers Operculés sur les Tortues ou les Cétacés, en témoigne. L'association préférentielle avec certaines espèces est encore plus nette dans le cas des formes inquilines (genre *Octolasmis* par exemple) ou sub-parasites (*Platylepas ophiophilus, Anelasma squalicola, Tubicinella trachealis,* etc.).

Les Acrothoraciques n'échappent pas à cette loi. Toutes les espèces actuellement connues sont en effet liées à des substrats calcaires. Et si bon nombre d'entre elles présentent un certain éclectisme au moment de leur métamorphose, d'autres, au contraire, sont plus exigeantes lorsque s'achève la vie larvaire libre (les représentants du genre *Berndtia,* par exemple, sont toujours associés à des Madréporaires). Mais la spécificité des associations a rarement, chez ces Cirripèdes, un caractère strict. Les Trypetesidae semblent présenter, dans ce domaine, le maximum de rigueur quant au choix de leur hôte, et toutes les espèces actuellement décrites vivent exclusivement dans des coquilles de Gastéropodes habitées par des Pagures.

Or, il est certain que le développement des associations commensales relativement strictes est un facteur de spéciation particulièrement intéressant. Son analyse doit permettre d'aborder plus commodément le problème de l'évolution des espèces commensales car celle-ci dépend, en premier lieu, de facteurs « dont il est relativement aisé d'analyser les composantes efficaces » (Carton, 1968 *c*).

L'étude expérimentale de la fixation des cypris de *Trypetesa nassarioides* et de *T. lampas* (Turquier, 1970 *a* et *b*) a permis, notamment, d'établir la hiérarchie des facteurs, tant endogènes qu'exogènes, qui autorisent la réalisation d'une association de commensalisme avec les

Pagurides et le maintien de cet asservissement au cours des générations successives.

Après avoir déterminé les conditions intrinsèques préalables à la fixation de la cypris, nous verrons par quels processus la larve parvient à retrouver son hôte et à s'implanter à l'intérieur de la coquille qu'il occupe. Enfin, nous tenterons d'apprécier le degré de spécificité de l'association ainsi réalisée et ses chances de maintien d'une génération à l'autre.

1. *Les conditions intrinsèques préalables à la fixation.*

Bien que la période annuelle de reproduction des *Trypetesa* soit relativement longue dans la Manche, les possibilités d'élevage des larves varient dans une large mesure au cours de l'année. Les meilleurs résultats ont été obtenus pendant le maximum estival de l'activité génitale des adultes. La réussite des fixations expérimentales est, en outre, subordonnée au sexe des larves et à leur âge.

a. *Influence du sexe des individus.*

La morphologie des larves ne permet pas de connaître leur sexe, bien que celui-ci soit déterminé avant la fixation. La première manifestation de leur état sexuel est d'ordre éthologique. Les cypris femelles sont capables de se métamorphoser directement sur la columelle ou la paroi des coquilles; les larves mâles ont normalement besoin, pour se fixer, de la présence d'une femelle adulte.

J'ai tenu compte de ce facteur en utilisant des techniques expérimentales différentes pour sélectionner les larves de chaque sexe. Le taux de réussite expérimentale est toujours meilleur avec les cypris femelles; les résultats résumés dans les paragraphes suivants ont été obtenus essentiellement avec celles-ci.

b. *Influence de l'âge des larves.*

La répétition d'essais expérimentaux, réalisés dans les mêmes conditions, mais avec des larves d'âge croissant, a montré que les cypris de *Trypetesa* sont incapables de se fixer avant le quatrième

jour qui suit la mue du métanauplius. La période optimale est fort brève et se situe entre le cinquième et le septième jour. Au-delà, le taux de fixation redevient très faible.

Des observations comparables, réalisées chez divers Crustacés (Delage, 1884; Veillet, 1952; Carton, 1968 *b*), permettent de considérer cette période de latence comme une phase d'affinement des structures sensorielles de la larve.

2. *Réalisation de l'association.*

a. *Rôle du Pagure.*

Le rôle déterminant du Pagure pour la fixation définitive des cypris ressort d'expériences au cours desquelles les larves de *Trypetesa nassarioides* étaient soumises à un choix direct entre coquilles vides et coquilles habitées. La quasi-totalité des larves fixées *in vitro* s'est installée dans les coquilles habitées par un Pagure. Une confirmation de ces résultats a été obtenue, dans la nature, avec les larves de *T. lampas*.

D'autre part, la seule présence du Pagure ne suffit pas pour assurer la fixation des larves. Le substrat joue également un rôle essentiel : au laboratoire, les abris artificiels (en verre notamment) ne sont jamais colonisés par les cypris et, dans la nature, les coquilles de Gastéropodes constituent leur habitat exclusif.

La réalité d'une association tripartite étant établie, il restait à montrer par quels processus elle se réalise.

Contrairement à ce que Davenport (1950) et, plus récemment, Carton (1968 *a*) ont montré, respectivement, chez les Polychètes commensaux d'Echinodermes et chez les Copépodes parasites de Sabelliens, je n'ai jamais pu mettre en évidence une attraction biochimique à distance de la cypris par le Pagure. Ce résultat est d'ailleurs conforme aux observations de Crisp et Meadows (1962) sur le déterminisme de la vie grégaire chez les Operculés. De plus, la pénétration des larves dans la coquille ne peut s'expliquer par la seule action mécanique des courants respiratoires de l'hôte.

Le choix du commensal semble intervenir lorsque la cypris parvient à son contact. Des expériences de choix direct entre différentes

espèces de Pagures attestent en effet que les cypris sont capables de discriminations très précises et qu'elles marquent des préférences significatives entre les commensaux.

b. *Rôle du substrat.*

L'implantation des cypris à l'intérieur de la coquille qu'elles infestent obéit à des règles précises. La nature, la taille, l'état de vieillissement des coquilles sont autant de paramètres qui influent, en tant que facteurs limitants, sur le taux de réussite de fixation des larves. Le choix des cypris, en ce qui concerne les propriétés physiques du substrat, est très strict et, notamment, la qualité du revêtement semble jouer un rôle important. L'influence de ces différents facteurs permet d'expliquer la répartition préférentielle des *Trypetesa* dans les coquilles dont elles disposent dans la nature.

D'autre part, l'implantation des larves dans les coquilles, à un niveau où l'obscurité est totale, pouvait suggérer l'intervention d'un phototactisme négatif. Toutefois, les résultats expérimentaux restent difficilement interprétables sur ce point.

3. *Spécificité et permanence de l'association.*

Les résultats résumés ci-dessus permettent de cerner, d'une part, les conditions de succès de l'association et, d'autre part, les barrières qui s'opposent à l'implantation des cypris. En dehors des conditions physiologiques de la larve, d'origine endogène, la nature de l'hôte joue un rôle déterminant dans la réalisation de la biocoenose. Par contre, les qualités du substrat, correspondant sans doute à des exigences plus générales à l'intérieur de l'ordre des Acrothoraciques, constituent seulement un facteur limitant, bien qu'essentiel.

D'autre part, la réalisation et le maintien, d'une génération à l'autre, des liens de dépendance entre les deux organismes pourrait procéder d'un phénomène de conditionnement, comme Bocquet et Stock (1963) l'ont suggéré à propos de certains Copépodes parasites. J'ai essayé de soumettre cette hypothèse à une vérification expérimentale chez *Trypetesa nassarioides*. Il est en effet possible d'élever les femelles de cette espèce isolées de leur « hôte » et d'obtenir des larves

dont l'organogenèse a été soustraite à tout conditionnement biochimique. Des tentatives de fixation expérimentales, réalisées avec de telles larves, montrent une diminution hautement significative des taux de réussite par rapport aux expériences témoins (Turquier, 1970 *b*).

Il semble donc que les embryons de *Trypetesa* subissent une véritable imprégnation biochimique de la part du Pagure dans le voisinage immédiat duquel ils se développent. Bien que cette influence demeure relativement discrète, on comprend qu'elle puisse avoir une importance considérable au moment où la larve est apte à se fixer. En effet, au cours de la recherche d'un terrain favorable à l'établissement de sa vie sédentaire, la cypris est soumise à un nombre considérable de stimuli de toute nature (biochimiques, notamment). Or, il est fort improbable que, dans ce large éventail de sollicitations, elle soit capable de reconnaître de façon relativement stricte, et sous l'impulsion des seules données éthologiques inscrites dans son génome, un ensemble de messages fort spécialisé. Si l'on admet, comme les résultats mentionnés précédemment nous y autorisent, que l'animal a été sensibilisé, pendant sa vie embryonnaire, à un environnement biochimique particulier, la discrimination de celui-ci, au moment de la fixation de la cypris, s'explique de façon plus satisfaisante (Turquier, 1970 *b*, p. 288). Les résultats de Carton (1968 *b*) sur *Cancerilla tubulata*, Copépode parasite de l'Ophiure *Amphipholis squamata*, s'accordent également bien avec cette hypothèse.

Enfin, à partir du cas des *Trypetesa* dont la spécificité des liens avec les Pagures est relativement souple, on peut aisément entrevoir par quels mécanismes se perpétue et se précise l'asservissement d'une espèce à une autre. L'éventail des substances qui sont susceptibles de sensibiliser les embryons peut, en effet, par suite de l'isolement de certaines espèces d'hôtes, se restreindre considérablement. Cet isolement peut, par exemple, résulter d'une éthologie spécialisée; le cas de l'association de *Trypetesa nassarioides* avec les jeunes individus de *Pagurus bernhardus* en fournit un exemple très significatif. Cet isolement étant réalisé, le conditionnement biochimique du commensal devient de plus en plus précis. En infléchissant le choix des larves dans un sens restrictif, il peut entraîner, assez rapidement, un choix exclusif de la part de celles-ci.

Chapitre II

Croissance et mue
(Turquier, 1971 *b*)

Les Cirripèdes sont des Crustacés sessiles. Leur corps est normalement enfermé dans un test rigide dont les pièces squelettiques sont permanentes. Ces deux caractères généraux avaient conduit divers auteurs à admettre que, chez les Thoraciques au moins, les mécanismes de la croissance et de la mue échappent au schéma classique connu chez tous les autres Crustacés (Costlow et Bookhout, 1953; Costlow, 1956). Cependant, Bocquet-Védrine (1963, 1964, 1965 *a*) a montré que la vie sessile des Operculés et la permanence de pièces squelettiques tégumentaires ne soustraient pas ces Cirripèdes aux lois de la croissance arthropodienne, et que la croissance du test procède d'une activité cyclique du tégument, tout comme la mue de la masse viscérale.

Chez les Rhizocéphales, « les caractères très particuliers de la croissance arthropodienne peuvent être reconnus, (mais) l'adaptation à la vie parasitaire a entraîné un certain nombre de modifications locales supplémentaires » (Bocquet-Védrine, 1961, p. 558).

Enfin, chez les Acrothoraciques, le problème de la croissance n'avait pas reçu de réponse satisfaisante. Au problème général des modalités de la mue et du fonctionnement du disque adhésif le long du bord rostral du corps, s'ajoute celui du mécanisme de perforation du substrat. On sait, en effet, que tous les Acrothoraciques sont capables de creuser des matériaux calcaires et de s'y enfouir.

Par l'étude histologique du tégument, j'ai pu reconstituer l'évolution de celui-ci au cours du cycle d'intermue chez *Trypetesa,* et tenté de comprendre dans quelle mesure la vie endolithique a entraîné des modifications structurales du tégument et des modifications fonctionnelles des mécanismes de la mue par rapport à ceux des autres Cirripèdes.

1. *Caractères structuraux du tégument.*

La vie fouisseuse des Acrothoraciques et leur protection à l'intérieur de la loge creusée par la femelle remédient à la faible minéralisation du squelette. De plus, les structures épicuticulaires du tégument sont fort régressées, sauf dans les régions du corps les plus exposées.

D'autre part, l'animal adhère à la paroi interne de sa loge par un disque adhésif dont la structure est très particulière.

a. *Le tégument palléal externe et la vie endolithique.*

Chez les Thoraciques, le tégument de la face externe du manteau différencie de lourdes pièces squelettiques, fortement calcifiées, notamment chez les Operculés, qui assurent une protection efficace du corps. Ce test présente, en outre, des variations morphologiques importantes en fonction des conditions écologiques supportées par l'animal.

Chez les Acrothoraciques, qui sont tous perforants, le tégument palléal externe est entièrement dépourvu de zones calcifiées. Toutefois, chez *Trypetesa nassarioides,* des pièces pseudo-scutales se développent au niveau où s'insèrent les fibres du muscle adducteur; ce sont de simples différenciations secondaires de l'épicuticule, non minéralisées, qui, en dépit de leur localisation, ne sont pas homologues des plaques scutales des Thoraciques. Sur le reste du manteau, la couche endocuticulaire, relativement épaisse, est toujours souple. Elle porte cependant de robustes épines polycuspides, de nature épicuticulaire, qui participent à l'affouillement du substrat. L'hypoderme sous-jacent renferme plusieurs catégories cellulaires peu différenciées; en dehors des cellules hypodermiques banales, quelques cellules de grande taille à caractère glandulaire, peuvent être observées.

Dans les régions du corps en contact avec le milieu extérieur, c'est-à-dire uniquement au niveau des lèvres palléales, le tégument présente des différenciations locales en rapport avec cette exposition plus importante. Chez certaines espèces relativement peu protégées (g. *Weltneria, Australophialus* et *Berndtia*), cette région prend alors l'aspect d'un véritable « opercule ». Chez *Berndtia,* en particulier, l' « o-

percule » atteint un degré de spécialisation étonnant; des structures photosensibles très perfectionnées s'y différencient secondairement et suppléent à la disparition, peu après la métamorphose, de l'œil impair de la larve (Utinomi, 1960).

Les lèvres palléales ont été comparées à certaines pièces capitulaires des Thoraciques (Aurivillius, 1894). Bien que ce problème n'ait jamais fait l'objet d'une étude particulière, l'assimilation à un « opercule » plus ou moins modifié était généralement admise, à quelques réserves près. « The thickened plates are probably homologous and certainly analogous to the occludent margin of the mantle of the thoracicans and can be termed an « operculum » (Tomlinson, 1969 *a*, p. 12). On conçoit que, par leur localisation, les différenciations labiales des Acrothoraciques pouvaient faire illusion. Mais la connaissance de leur structure histologique et de leur évolution à chaque mue (Turquier, 1971 *b*) ne permet plus de retenir cette hypothèse.

b. *Le disque cémentaire.*

Tous les Acrothoraciques, sans exception (1), adhèrent à leur substrat par un « disque » rostral dans lequel certains auteurs ont voulu voir un pédoncule modifié (Darwin, 1854; Berndt, 1903 *a*; Gruvel, 1905). La connaissance des processus de la métamorphose, chez *Trypetesa,* infirme une telle interprétation. En effet, la région pédonculaire de la larve subsiste sous une forme très rudimentaire et régresse constamment après que la mue de la pupe ait entraîné la perte des antennules. Le disque se différencie ultérieurement à partir de territoires qui ne sont homologues, ni du pédoncule des Pédonculés, ni de la base des Operculés.

Le disque s'accroît, à chaque mue, par ses bords latéraux et postérieur, tandis que les parties les plus anciennes ne sont pas soumises à exuviation. Il est donc constitué, dans ces régions, par l'empilement de strates cuticulaires provenant des exuvies successives et, sur ses bords, par l'alternance de couches cémentaires et de strates cuticulaires très fines.

(1) L'opinion de Noll (1872) selon laquelle les *Kochlorine* seraient dépourvues de disque a été infirmée par Tomlinson (1969 *a*).

Chez *Trypetesa*, la substance « cémentoïde » responsable de l'adhérence de l'animal n'est pas sécrétée par un appareil glandulaire différencié, mais par des cellules hypodermiques spécialisées et localisées en bordure du disque. *Les Trypetesa sont dépourvus d'appareil cémentaire homologue de celui des Thoraciques* car, chez ces animaux, un tel appareil provient de la transformation des glandes larvaires (Walley, 1969), alors que ces glandes disparaissent peu après la fixation de la cypris de *Trypetesa* (Turquier, 1970 *c*).

L'absence de glandes cémentaires est sans doute générale chez les Acrothoraciques, bien qu'elle n'ait été démontrée que dans quelques genres seulement : *Cryptophialus* (Berndt, 1903 *b*, 1906), *Berndtia* (Utinomi, 1960) et *Trypetesa* (Turquier, 1971 *b*). Le cas de *Lithoglyptes spinatus* n'est pas résolu (Tomlinson et Newman, 1960). Toutefois, si la présence de glandes cémentaires authentiques était confirmée chez cette espèce, elle constituerait un cas particulièrement primitif, matérialisant la persistance, à l'état adulte, de structures qui dégénèrent chez les larves fixées de la plupart des autres espèces.

Quoi qu'il en soit, la disparition du système cémentaire des Acrothoraciques adultes, s'il est pratiquement constant dans ce groupe, n'a pas un caractère exclusif. On l'observe, en effet, chez quelques Operculés (*Acasta spongites*, Bocquet-Védrine, 1966; *Pyrgoma anglicum*, Bocquet-Védrine, communication personnelle). Mais cette disparition doit être considérée comme une adaptation secondaire à un habitat particulier (vie spongicole, vie épibiontique sur les Madréporaires). Par contre, l'absence d'appareil cémentaire chez l'adulte évoque également, comme nous l'avons souligné précédemment, le cas des Rhizocéphales chez lesquels les glandes larvaires disparaissent lors de la fixation de la cypris.

Enfin, malgré l'absence de glandes cémentaires, les Acrothoraciques n'en ont pas moins conservé une vie sessile, et différencié un mécanisme de fixation très original dont l'analogie avec celui des Thoraciques n'est que fonctionnelle.

2. *Les modalités de la mue.*

La reconstitution de la chronologie des événements qui aboutissent au remplacement de l'exosquelette et à l'agrandissement de la loge

habitée par l'animal montre que les transformations de l'épithélium sous-cuticulaire sont cycliques et s'inscrivent dans le cadre défini par Drach (1939, 1944) chez les Décapodes. Ce cadre fut, ultérieurement, élargi à l'ensemble des Crustacés par divers auteurs (voir Drach et Tchernigovtzeff, 1967) et, plus particulièrement, adapté au cas des Cirripèdes par Bocquet-Védrine (1965 *a*).

Le phénomène, dans son ensemble, n'échappe pas aux lois de la croissance arthropodienne. En particulier, l'hypoderme est le siège d'une activité sécrétoire cyclique qui se manifeste sur toute la surface du corps de l'animal. Le tégument est entièrement renouvelé à chaque mue et, notamment, aucune différenciation tégumentaire de la paroi externe du manteau n'est conservée, contrairement à ce que l'on observe chez les Thoraciques.

En dehors des Acrothoraciques où il semble constant, ce phénomène est exceptionnel chez les Cirripèdes. Bocquet-Védrine (1961) a montré que la paroi du sac externe du Rhizocéphale *Chthamalophilus delagei* est entièrement renouvelée, à chaque mue, selon des modalités bien particulières. Des observations personnelles m'ont permis de constater que, chez le Rhizocéphale *Peltogasterella sulcata* (= *Gemmosaccus sulcatus*), la paroi des sacs externes mue également, la rupture du tégument ancien survenant au niveau d'un anneau épicuticulaire situé dans la région basilaire du pédicule. Il faut toutefois noter que, chez les Cirripèdes, le nombre d'espèces dont les modalités de la mue ont été étudiées est fort restreint, et il est probable que l'étude de certains genres pourrait s'avérer particulièrement intéressante (g. *Koleolepas*, notamment).

Le fonctionnement de l'hypoderme au niveau du disque représente une adaptation originale à la vie fixée. Ce type de fonctionnement se manifeste précocement; il permet, notamment, la mise en place du socle antennulaire chez la cypris fixée (Turquier, 1970 *c*). Après la mue de la pupe, l'apparition de la première ébauche du disque et sa croissance ultérieure se poursuivent selon un mécanisme en tout point comparable. Mais, peu à peu, les cellules hypodermiques « cémentaires » se localisent uniquement en bordure du disque, et leur activité cyclique est responsable de sa croissance marginale.

Ce type de fonctionnement assure l'adhérence permanente de l'animal au substrat sans empêcher le renouvellement de l'exosque-

lette. Il n'est cependant pas comparable au mode d'accroissement de la base des Operculés. Dans ce groupe, en effet, la permanence du système complexe de canaux qui assure l'écoulement des sécrétions des glandes cémentaires et leur dépôt au fur et à mesure de la croissance en diamètre du test (Bocquet-Védrine, 1970), est incompatible avec le renouvellement du revêtement tégumentaire à ce niveau. Toutefois, on ne peut manquer de souligner l'analogie fonctionnelle qui existe entre les cellules « cémentaires » du disque de *Trypetesa* avec certaines « cellules à épicuticule » décrites par Bocquet-Védrine (1965) chez l'Operculé *Elminius modestus*, notamment celles qui constituent « le front de l'expansion épithéliale de la base ». Les deux types cellulaires sont morphologiquement très différents et les territoires qu'ils occupent ne sont pas homologues, mais leur localisation par rapport à la zone qui assure la fixation de l'animal est la même et le déroulement cyclique de leur activité permet, dans les deux cas, la croissance de cette zone dans une direction donnée.

Enfin, la croissance marginale du disque de *Trypetesa*, dont la partie centrale n'est pas soumise à exuviation, n'est pas sans rappeler le cas du pédicule du Rhizocéphale *Chthamalophilus delagei* dont « l'accroissement en longueur est exclusivement déterminé par l'apposition, à proximité immédiate de la masse supère, de nouvelles couronnes cuticulaires, dont la formation est strictement corrélative des mues périodiques que subit le sac extérieur », (Bocquet-Védrine, 1961, p. 562).

Dans tous les cas, les modifications locales de l'activité hypodermique autorisent le renouvellement périodique d'une partie au moins du revêtement squelettique et sa croissance dans une direction privilégiée tout en maintenant l'animal soudé au substrat, la partie fixée n'étant jamais soumise à exuviation. Ces différents mécanismes adaptatifs représentent autant de solutions particulières apportées, à l'intérieur de chaque groupe de Cirripèdes, à un problème biologique qui est commun à tous.

Enfin, la vie endolithique des Acrothoraciques est déterminée par l'activité corrosive de leur tégument. Bien que certains Pédonculés *(g. Lithotrya)* mènent également une existence hypogée, leur possibilité de creuser le substrat caractérise les Acrothoraciques au sein des Cirripèdes. L'activité perforante des *Trypetesa* est cyclique, et les variations de son intensité sont calquées sur le cycle d'intermue (Tur-

QUIER, 1968, 1971 *b*). Par ailleurs, la nature des épines tégumentaires ne peut évidemment pas rendre compte du creusement, par des moyens exclusivement mécaniques, de substrats parfois fort durs. Tous les auteurs récents s'accordent pour penser qu'une activité chimique entre en jeu (TOMLINSON, 1969 *b*). Il semblerait que l'anhydrase carbonique joue un rôle privilégié au cours de l'excavation du substrat (TURQUIER, 1968), mais cette activité enzymatique n'est pas prouvée de façon satisfaisante.

Par ailleurs, les cellules glandulaires hypodermiques présentent également une activité cyclique, et il est probable que ces transformations soient en rapport avec la production de substances corrosives, ou d'enzymes catalysant l'action de ces substances. Toutefois, et bien qu'aucune preuve histochimique irréfutable n'ait pu être fournie à l'appui de cette hypothèse, l'activité perforante apparaît comme une spécialisation tout-à-fait originale du tégument des Acrothoraciques.

En conclusion, la vie sessile et endolithique des Acrothoraciques a déterminé un ensemble de modifications structurales du tégument (absence de minéralisation du squelette, développement de structures vulnérantes, présence d'un disque « cémentaire »). Des modifications adaptatives affectent, en outre, les modalités de la mue. Elles présentent un degré de spécialisation plus ou moins poussé, mais restent intégrées dans un système physiologique plus général dont l'empreinte arthropodienne est évidente. Ainsi, dans le cadre des lois qui régissent la croissance et la mue des Crustacés, les Acrothoraciques ont réalisé une solution originale dans laquelle on peut toutefois reconnaître, au moins partiellement, la marque de leur appartenance cirripédienne.

Chapitre III

Reproduction et sexualité

(TURQUIER, 1972)

La diversité des états sexuels rencontrés chez les Cirripèdes et la pluralité des solutions apportées au problème de la reproduction par ces Crustacés témoignent de leur grande richesse adaptive.

D'autre part, la signification évolutive des états hermaphrodite et gonochorique, chez les Crustacés, a été souvent discutée, et les opinions les plus diverses ont été avancées (Charniaux-Cotton, 1960; Smith, 1960; Bocquet-Védrine, 1961; Tomlinson, 1969 *a*). Le cas des Acrothoraciques ne permet évidemment pas de résoudre totalement ce problème, mais la connaissance des processus de leur reproduction constitue un élément de solution important.

1. *Reproduction et vie fixée.*

La pérennité des espèces étant essentiellement soumise aux contingences de la fécondation croisée, la vie sessile constitue, apparemment, un obstacle majeur au déroulement des phénomènes qui caractérisent la reproduction sexuée. Or, chez les Acrothoraciques, les sexes sont séparés et les individus femelles vivent complètement isolés à l'intérieur de leurs loges respectives. La différenciation de mâles nains permet toutefois à ces Cirripèdes de répondre aux impératifs de la reproduction hétérosexuée.

En effet, bien que les larves semblent identiques, tant par leurs caractères morphologiques (Kühnert, 1934; Turquier, 1967 *b*) que biométriques (Turquier, 1972) et caryologiques (White, 1970; Turquier, 1972), leur sexe est déterminé dès la fécondation de l'œuf.

L'éthologie particulière des larves mâles dans la phase qui précède leur fixation définitive, les amène à rechercher une femelle adulte de la même espèce, sur laquelle elles se fixent à proximité de l'orifice palléal. Au cours de la métamorphose des cypris mâles, une condensation des processus morphogénétiques conduit à la différenciation d'un organisme nain dont l'évolution gamétogénétique est très rapide : les gonocytes, déjà différenciés chez la larve libre, entrent en méïose peu après la fixation de la cypris; la gamétogenèse s'achève en quelques jours et la copulation peut survenir aussitôt, car le jeune mâle est pourvu d'un pénis très extensible différencié à partir du thorax de la larve.

Le comportement des cypris, le nanisme des mâles et leur profonde spécialisation en vue de la fonction reproductrice autorisent le jeu des mécanismes de la fécondation croisée, en dépit de la vie recluse

des femelles; ce mode de reproduction assure un brassage génétique au sein des populations.

2. *Sexualité et évolution.*

Les processus de la reproduction, chez les Acrothoraciques, ne constituent que l'une des solutions apportées par les Cirripèdes aux problèmes de leur sexualité. Ces diverses modalités, auxquelles il serait déraisonnable d'attribuer une signification phylogénétique, peuvent néanmoins être sériées en une succession d'étapes exprimant l'évolution de la sexualité.

Les Thoraciques renferment une majorité d'espèces hermaphrodites dont les individus s'interfécondent. Toutefois, dans des conditions exceptionnelles, certaines espèces sont susceptibles de pratiquer l'autofécondation (Barnes et Crisp, 1956; Barnes et Barnes, 1958). Mais ces auteurs ont montré que, dans ce cas, le pourcentage des œufs non fécondés ou des embryons non viables est considérablement plus élevé que lors des copulations réciproques entre individus voisins. Une telle modalité implique donc la nécessité d'une vie grégaire. Or, Crisp et Meadows (1962) ont montré que celle-ci résulte de l'attraction des cypris par des substances qu'émettent les adultes de la même espèce, le pouvoir de discrimination des larves étant fort précis.

Cependant, le mode de reproduction des espèces dont les individus demeurent relativement isolés (nombreux Pédonculés, Verrucidae) pose un problème qui n'est pas résolu.

L'apparition de mâles nains est exceptionnelle chez les Operculés (Henry et McLaughlin, 1965, 1972). Parmi les Pédonculés, elle est de règle chez la plupart des Scalpellidae et des Iblidae. La majorité de ces animaux conservent toutefois la possibilité d'une hétérofécondation entre individus hermaphrodites (Kauffmann, 1965), et le rôle reproducteur des mâles nains n'est pas établi avec certitude. Cependant, quelques espèces ont atteint un état dioïque, les individus de grande taille étant exclusivement femelles (*Scalpellum velutinum, Ibla cumingii, I. idiotica, I. atlantica*).

A l'exception de *Lithoglyptes indicus* dont les grands individus seraient hermaphrodites (Nilsson-Cantell, 1921) tous les Acrotho-

raciques sont gonochoriques. En dépit de la régression anatomique très poussée qu'atteignent ceux de certaines espèces (Tomlinson, 1969 *a*) et de leur localisation particulière sur le corps des femelles, les mâles conservent une autonomie trophique totale et ne parasitent pas les individus femelles.

Enfin, chez les Rhizocéphales, la présence de cypris fixées à l'entrée du cloaque de jeunes Sacculines externes avait conduit Delage (1884) à les interpréter comme des « mâles primordiaux » qui assureraient la fécondation de la première ponte, la fécondation de toutes les pontes ultérieures s'effectuant par autofécondation. Par la suite, l'état hermaphrodite de ces Crustacés avait été généralement admis.

Toutefois, l'idée du rôle reproducteur de ces « mâles complémentaires » a été reprise par Reinhard (1942) chez *Peltogaster*. Le résultat de recherches relativement récentes (Ichikawa et Yanagimachi, 1958, 1960; Yanagimachi et Fujimaki, 1967) a totalement infirmé l'opinion ancienne, devenue classique, de l'état hermaphrodite des Rhizocéphales. Le sac externe du parasite appartient à un individu femelle dont le « pseudo-testicule » n'est, en fait, qu'un réceptacle séminal particulier. Il héberge, en effet, un massif spermatogène qu'une cypris mâle a injecté dans la cavité palléale de la femelle. Après avoir migré jusqu'au « pseudo-testicule », ce massif y subit la spermatogenèse et assure la fécondation de toutes les pontes émises par le parasite femelle.

En dépit d'une organisation anatomique apparemment hermaphrodite, le mécanisme reproducteur des Rhizocéphales résulte donc, en fait, d'un état dioïque dont la généralité, au moins chez les Peltogasteridae, ne semble pas pouvoir être contestée. Cet état pseudo-hermaphrodite reproduit, avec une remarquable fidélité, les apparences de l'état hermaphrodite ancestral avec lequel il présente une convergence tout-à-fait surprenante.

La complexité des problèmes soulevés, au moins sur le plan théorique, par une telle différenciation (déterminisme de la métamorphose hypercondensée des mâles, maintien « en culture » d'un îlot spermatogène étranger dans le corps de la femelle ; pérennité de cet îlot après chaque émission de gamètes; différenciation du « pseudo-testicule », etc.), et la perfection des mécanismes dont elle procède,

ne peuvent se concevoir que comme le terme d'une remarquable et fort longue évolution.

Toutefois, les Akentrogonoidea semblent bien échapper à un tel mode de reproduction. Les recherches de Bocquet-Védrine (1961) ont en effet permis « d'établir la pérennité des îlots spermatogènes, le caractère hermaphrodite vrai du *Chthamalophilus* et la réalité de l'autofécondation » (p. 513).

En conclusion, les résultats de ces divers travaux laissent à penser que, au cours de l'évolution, l'autoreproduction des organismes hermaphrodites s'est avérée, à long terme, un mécanisme relativement précaire, en dépit de l'avantage évident qu'elle présente pour le rapprochement des gamètes. De multiples tentatives vers la réalisation d'un brassage génétique intraspécifique ont abouti, chez les divers groupes de Cirripèdes, à des modalités qui répondent toutes aux exigences de la reproduction bisexuée en dépit de leur vie sessile. Les Acrothoraciques se sont stabilisés dans une voie spécialisée; la différenciation de leurs mâles nains, si elle évoque celle que l'on connaît chez de nombreux Crustacés parasites, n'a pas la même signification, car les mâles nains des Acrothoraciques ne peuvent être assimilés à des organismes néoténiques ou régressés. Leur nanisme est lié, comme nous l'avons vu, au déroulement très particulier des processus de leur métamorphose qui conduit à la disparition de la phase de croissance pré-pubérale.

Troisième partie

CONCLUSION : LES RELATIONS PHYLOGÉNÉTIQUES DES ACROTHORACIQUES

Les nombreuses recherches de ces dernières décennies ont beaucoup étendu notre savoir au sujet des Cirripèdes. Mais, au fur et à mesure que progressaient nos connaissances, les imperfections de la classification actuelle de ce groupe sont apparues de plus en plus graves. Notamment, le rattachement des Ascothoraciques aux Cirripèdes est devenu tout-à-fait insoutenable. L'examen de tous leurs caractères essentiels (ontogenèse larvaire, métamérie) conduit à constituer pour eux une sous-classe distincte de Crustacés. Krüger (1940) avait d'ailleurs ressenti cette nécessité en étudiant ce groupe en marge des Cirripèdes lors de la deuxième édition du « Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs ». D'autre part, les Cirripèdes *sensu stricto* sont fondamentalement diphylétiques ; les Rhizocéphales tels qu'ils ont été redéfinis par Bocquet-Védrine (1961) s'opposent à l'ensemble, relativement cohérent, des autres Cirripèdes, dont ils sont probablement isolés depuis fort longtemps.

Il était donc intéressant, au terme de ce travail, de reconsidérer la place qu'occupent les Acrothoraciques au sein des Cirripèdes. Or, la paléontologie apporte peu d'informations sur l'origine et l'évolution des Acrothoraciques, dont on ne connaît aucun reste fossile. Toutefois, de nombreuses traces de perforations leur ont été attribuées en raison de l'étroite ressemblance qu'elles présentent avec la forme des loges que creusent les espèces actuelles.

L'analyse des rapports phylogénétiques des Acrothoraciques avec les autres Cirripèdes repose donc, essentiellement, sur l'étude des espèces actuelles. Les récents progrès de nos connaissances en ce qui concerne les caractères de leur morphologie, le déroulement de leur ontogenèse et les divers aspects de leur biologie, ont apporté des informations convergentes. D'une part, les Acrothoraciques s'apparentent, par leur forme les plus primitives, aux Iblidae qui, en raison de leurs

caractères particuliers, occupent une place marginale au sein des Pédonculés. D'autre part, les Acrothoraciques possèdent, en propre, un grand nombre de caractères qui témoignent de leur origine fort ancienne et de leur haute spécialisation.

Chapitre I

Affinités des Acrothoraciques avec les Pédonculés

L'anatomie et l'embryologie comparées des Cirripèdes révèlent nombre de faits qui corroborent pleinement l'hypothèse d'une parenté entre Acrothoraciques et Pédonculés.

1. *Preuves morphologiques et anatomiques.*

Les Acrothoraciques comprennent trois familles qui constituent, chacune, une entité taxinomique relativement homogène. Par l'ensemble de leurs caractères morphologiques, les Lithoglyptidae représentent manifestement le stade évolutif le plus primitif à l'intérieur du groupe, Cryptophialidae et Trypetesidae constituant, au contraire, deux lignées divergentes et plus spécialisées.

Toutefois, la splanchnologie ne souffre aucune variation importante à l'intérieur de l'ordre; en outre, elle reproduit, dans une large mesure, celle d'un certain nombre de Pédonculés parmi lesquels les Iblidae occupent une situation privilégiée.

En effet, chez les femelles de *Trypetesa,* le muscle adducteur des valves de la cypris persiste après la métamorphose et conserve sa position postérieure et ventrale par rapport à l'œsophage (Turquier, 1970 *c*). Or, cette disposition topographique, persistance d'un caractère larvaire et probablement ancestral, est exceptionnelle chez les Thoraciques. Une structure *homologue* n'est connue que chez les Iblidae où ce muscle devient l'*adductor scutorum* de l'adulte (Batham, 1946). Dans tous les autres cas, le muscle adducteur des scuta est une néoformation (Walley, 1969).

En outre, l'isolement de la première paire de cirres par rapport aux autres péréiopodes, discret dans la plupart des genres, s'accentue

très nettement chez *Ibla* (1). Or, ce caractère est général chez les Acrothoraciques, et il se manifeste précocement au cours de la rotation de la masse viscérale de la cypris fixée, chez *Trypetesa*.

La réduction du nombre des appendices thoraciques, que l'on observe fréquemment chez les Acrothoraciques, est le résultat d'une tendance évolutive qui s'est manifestée, indépendamment, dans chacune des trois familles. La disposition des appendices, chez les espèces actuelles, permet de retracer les étapes probables de cette évolution régressive. Chez les Lithoglyptidae, par exemple, le genre *Weltneria* Berndt, 1907 (= *Utinomia* Tomlinson, 1963) possède la structure la plus proche de l'état ancestral : comme chez *Ibla*, le thorax porte six paires de péréiopodes biramés et cirriformes, dont cinq paires sont regroupées à l'extrémité postérieure; il existe, en outre, une furca bien développée (« caudal appendages ») (2).

La disparition progressive des péréiopodes distaux (« terminal cirri ») peut s'accompagner, ou non, de la régression de la furca. On connaît, chez les Lithoglyptidae, tous les états intermédiaires de régression appendiculaire dont le terme est représenté par la disposition des appendices dans les genres *Kochlorine* (Noll, 1872) et *Kochlorinopsis* (Stubbings, 1967).

2. *Preuves embryologiques.*

L'ontogenèse précoce des Acrothoraciques présente une grande similitude avec celle des Thoraciques en général et, plus particulièrement, avec celle des Pédonculés à œufs télolécithes (g. *Scalpellum*). Notamment, les modalités de la segmentation sont si proches qu'il n'est pas concevable que des processus aussi particuliers aient pu apparaître à différentes reprises au cours de l'évolution des Cirripèdes. L'argument contraire conduit à considérer les Rhizocéphales comme un rameau détaché très précocement de la souche ancestrale (Bocquet-Védrine, 1961, 1965 *b*).

(1) Ce caractère a été décrit également dans le genre *Koleolepas* (Stebbing, 1900) dont la biologie est, malheureusement, totalement inconnue.

(2) Le genre *Weltneria* évoque également des Pédonculés (et plus particulièrement les Oxynaspidae) par la morphologie de ses pièecs buccales : mandibules garnies de quatre dents, maxillules bilobées.

La suite du développement des Trypetesidae atteste également de la parenté des Acrothoraciques et des Pédonculés : les larves ont une structure semblable; au début de leur métamorphose, elles passent par des stades presque identiques. A cet égard, la transformation de la région céphalique de la cypris fixée de *Trypetesa* en un pédoncule rudimentaire est très suggestive. Des divergences importantes apparaissent ultérieurement au cours de la métamorphose des larves.

Acrothoraciques et Pédonculés présentent donc, dans leur organisation splanchnologique et dans leurs processus embryologiques, des similitudes qui témoignent d'une incontestable communauté d'origine. Mais chacun de ces deux groupes renferme des formes déjà trop spécialisées pour avoir pu donner naissance à l'autre. Les Acrothoraciques apparaissent, en effet, même chez leurs représentants les plus primitifs, engagés dans une voie évolutive originale, comme le confirment certains aspects de leur ontogenèse. D'autre part, un grand nombre de leurs particularités morphologiques et biologiques sont la conséquence de leur adaptation à la vie endolithique.

Chapitre II

Originalité et spécialisation des Acrothoraciques

On ne connaît actuellement aucune forme intermédiaire entre Acrothoraciques et Pédonculés. En dépit de la grande ressemblance que présentent certaines de leurs espèces avec les Iblidae, les Acrothoraciques constituent un ensemble cohérent et bien défini.

Leurs caractères propres apparaissent fort tôt au cours de l'ontogenèse; cette précocité permet d'attribuer à ces Cirripèdes une origine vraisemblablement très ancienne.

Les solutions apportées par les Acrothoraciques aux problèmes que pose la vie sessile sont, en grande partie, conditionnées par la perte des glandes cémentaires qui survient dès la fixation de la cypris. La différenciation du disque et le déroulement particulier des processus de la mue, en répondant au double impératif de la vie fixée et de la croissance arthropodienne, remédient à la disparition de l'appareil cémentaire larvaire. Mais ils impliquent, en outre, l'intégra-

tion de processus spécialisés au sein d'un mécanisme de type arthropodien relativement classique.

Les bouleversements très profonds qui affectent l'organisation anatomique de la larve au cours de la métamorphose sont concomitants de la différenciation d'un stade larvaire caractéristique de l'ontogenèse de la femelle. En effet, la différenciation de la plupart des viscères et la seconde organogenèse dont ils sont le siège déterminent une grande vulnérabilité de la pupe. Cette vulnérabilité est efficacement compensée par la mise en place d'une structure permettant la fixation temporaire de la larve et par le renforcement de la tunique cuticulaire de celle-ci. Mais la réalisation de cette protection nécessite la coordination d'activités hypodermiques locales spécialisées et, par conséquent, le jeu de processus physiologiques très évolués.

D'autre part, la perforation du substrat, nécessitant la différenciation de structures vulnérantes particulières et l'intervention de mécanismes physico-chimiques sans doute complexes, implique également une haute spécialisation du tégument des Acrothoraciques. Or, la vie endolithique détermine des conditions écologiques d'une remarquable uniformité pour toutes les espèces, et il est probable que cette biologie singulière ait limité, dans une large mesure, les potentialités évolutives du groupe, comme en témoigne la relative homogénéité des structures et des mécanismes adaptatifs retenus au cours de l'évolution (absence de minéralisation du tégument, renforcement des lèvres palléales, différenciation et type de fonctionnement du disque cémentaire).

Il n'en reste pas moins vrai que des tendances évolutives secondaires ont pu se manifester au sein des Acrothoraciques, donnant naissance à plusieurs familles. Tant par leurs caractères morphologiques (structure des appendices, organogenèse du tube digestif) que par leurs particularités biologiques (commensalisme constant avec les Pagurides), les Trypetesidae apparaissent comme le rameau le plus spécialisé parmi les formes actuelles.

Conclusion

En dépit de l'absence de documents paléontologiques incontestables, les résultats du présent travail permettent donc, dans une certaine mesure, de reconnaître ce que les liens de parenté et les phénomènes de convergence adaptative ont respectivement légué aux Acrothoraciques actuels et, plus particulièrement, aux Trypetesidae. Mais ces conclusions font également apparaître que, au sein des Cirripèdes, une tendance évolutive majeure s'est manifestée avec plus ou moins d'ampleur suivant les groupes.

La métamorphose est, en effet, un événement caractéristique de l'ontogenèse des Cirripèdes. Discrète chez les Pédonculés et les Operculés, elle est manifeste chez les Acrothoraciques où l'anatomie de l'animal est profondément remaniée. Enfin, la métamorphose des Rhizocéphales entraîne la destruction de la quasi-totalité des structures larvaires et aboutit à une seconde organogenèse à partir du nodule de cellules-souches différencié précocement chez la larve. Par les caractères de leur métamorphose, les Acrothoraciques s'écartent donc notablement des Thoraciques, mais la distance qui les sépare des Pédonculés, notamment, est beaucoup moins grande que celle qui isole les Rhizocéphales de l'ensemble des Cirripèdes non parasites.

Il faut donc admettre que, au cours de leur évolution, les Thoraciques ancestraux ont donné naissance à divers rameaux dont quatre au moins sont parvenus jusqu'à nous. En dépit de leur origine commune et de leur richesse très inégale, chacun de ces rameaux conserve la même importance théorique. Et si les traces fossiles dont ont fait état certains auteurs (Schlaudt et Young, 1960; Tomlinson, 1963) appartiennent effectivement aux Acrothoraciques, ce groupe devait être individualisé dès avant la fin des temps paléozoïques, Lépadomorphes, Verrucomorphes et Balanomorphes s'étant différenciés plus tardivement.

BIBLIOGRAPHIE

1965. Anderson (D.T.). — Embryonic and larval development and segment formation in *Ibla quadrivalvis* Cuv. (Cirripedia). *Austr. J. Zool.*, **13**, 1-15.

1969. Anderson (D.T.). — On the embryology of the cirripede crustaceans *Tetraclita rosea* (Krauss), *Tetraclita purpurascens* (Wood), *Chthamalus antennatus* (Darwin) and *Chamaesipho columna* (Spengler) and some considerations of crustacean phylogenic relationship. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, **256**, 183-235.

1892. Aurivillius (C.W.S.). — Neue Cirripeden aus Atlantischen, Indischen und Stillen Ocean. *Ofvers. Kongl. Vet. Akad. Förh.*, **49**, 133-134.

1894. Aurivillius (C.W.S.). — Studien über Cirripeden. *K. Svensk. Vet. Akad. Handl.*, **4**, 26, (7), 1-107.

1828. Baer (K. von). — Entwicklungs-Geschichte der Thiere. Königsberg, 1828.

1953. Barnes (H.). — Size variations in the cyprids of common barnacles. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **32**, 297-304.

1958. Barnes (H.). et Barnes (M.). — Further observations on self-fertilization in *Chthamalus*. *Ecol.*, **39**, 550.

1956. Barnes (H.) et Crisp (D.J.). — Evidence of self-fertilization in certain species of Barnacles. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **35**, 631-639.

1946. Batham (E.J.). — Description of female, male and larval forms of a tiny stalked barnacle, *Ibla idiotica* n. sp. *Trans. Roy. Soc. New Zealand*, **75**, 347-356.

1965. Batham (E.J.) et Tomlinson (J.T.). — On *Cryptophialus melampygos* Berndt, a small boring barnacle of the order Acrothoracica abundant in some New Zealand molluscs. *Trans. Roy. Soc. New Zealand*, **7**, 141-154.

1903 *a*. Berndt (W.). — Zur Biologie und Anatomie von *Alcippe lampas* Hancock. *Zeit. wiss. Zool.*, **74**, 396-457.

1903 *b*. Berndt (W.). — Die Anatomie von *Cryptophialus striatus* Berndt. *Sitz Berich. Ges. naturf. Freunde*, **10**, 436-444.

1906. Berndt (W). — Studien an bohrenden Cirripedien (Ordnung Acrothoracica Gruvel, Abdominalia Darwin). I. Teil : Die Cryptophialidae. *Arch. Biontol.*, **1**, 167-210.

1907. Berndt (W.). — Uber das System der Acrothoracica. *Arch. Naturg.*, **73**, 287-289.

1902. Bigelow (M.A.). — The early development of *Lepas*. A study of cell lineage and germ layers. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard*, **40**, 61-144.

1844. Blyth (E.). — Mr Blyth's monthly report. *J. Asiat. Soc. Bengal*, **13**, 384.

1963. Bocquet (C.) et Stock (J.H.). — Some recent trends in work on parasitic Copepods. *Ocean. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **1**, 289-300.

1960. Bocquet-Védrine (J.). — Premiers stades de segmentation de l'œuf de *Chthamalophilus delagei* J. Bocquet-Védrine (Crustacé Rhizocéphale). *C.R. Acad. Sci. Paris,* **250,** 1557-1559.

1961. Bocquet-Védrine (J.). — Monographie de *Chthamalophilus delagei* J. Bocquet-Védrine, Rhizocéphale parasite de *Chthamalus stellatus* (Poli). *Cahiers Biol. Mar.,* **2,** 455-593.

1963. Bocquet-Védrine (J.). — Structure du test calcaire chez *Chthamalus stellatus* (Poli). *C.R. Acad. Sci. Paris,* **257,** 1350-1352.

1964. Bocquet-Védrine (J.). — Relation entre la croissance basilaire du test du Cirripède Operculé *Eliminius modestus* Darwin et le cycle d'intermue de la masse viscérale. *C.R. Acad. Sci. Paris,* **258,** 5060-5062.

1965 *a.* Bocquet-Védrine (J.). — Etude du tégument et de la mue chez le Cirripède Operculé *Elminius modestus* Darwin. *Arch. Zool. exp. gén.,* **105,** 30-76.

1965 *b.* Bocquet-Védrine (J.). — Embryologie précoce de *Sacculina carcini* Thompson. *Zool. Meded.,* **34** (Feestbundel H. Boschma), 1-11.

1966. Bocquet-Védrine (J.). — Les soies et les expansions épineuses du test calcaire chez le Cirripède Operculé *Acasta spongites* (Poli). *Arch. Zool. exp. gén.,* **107,** 337-348.

1969. Bocquet-Védrine (J.). — Description de la larve de *Boschmaella balani* (J. Bocquet-Védrine). *Arch. Zool. exp. gén.,* **110,** 279-288.

1970. Bocquet-Védrine (J.). — Contribution à l'étude du système cémentaire chez *Balanus crenatus* Brug. (Crustacé Cirripède Thoracique). *Arch. Zool. exp. gén.,* **111,** 521-558.

1968 *a.* Carton (Y.). — Spécificité parasitaire de *Sabelliphilus sarsi,* parasite de *Spirographis spallanzani.* III. Mise en évidence d'une attraction biochimique du Copépode par l'Annélide. *Arch. Zool. exp. gén.,* **109,** 123-144.

1968 *b.* Carton (Y.). — Etude expérimentale de l'infestation d'*Amphipholis squamata* Della Chiaje (Ophiuride) par *Cancerilla tubulata* Dalyell (Copépode Cyclopoïde). *Cahiers Biol. Mar.,* **9,** 269-284.

1968 *c.* Carton (Y.). — Comportement et spécificité parasitaire chez les Copépodes parasites. Essai d'analyse expérimentale. *Arch. Zool. exp. gén.,* **109,** 545-589.

1960. Charniaux-Cotton (H.). — Sex determination, *in* T.H. Waterman, "The *Physiology of Crustacea*", vol. I, chap. 13, pp. 411-447. *Acad. Press,* New York, 1960.

1956. Costlow (J.D.). — Shell development in *Balanus improvisus* Darwin, *J. Morphol.,* **99,** 359-398.

1953. Costlow (D.J.) et Bookhout (C.G.). — Molting and growth in *Balanus improvisus. Biol. Bull.,* **105,** 420-433.

1962. Crisp (D.J.) et Meadows (P.S.). — The chemical basis of gregariousness in Cirripedes. *Proc. Roy. Soc.,* B, **156,** 500-520.

1851. Darwin (C.). — A monograph on the sub-class Cirripedia. Vol. I. The Lepadidae. *Ray Soc.,* Londres, 1851.

1854. Darwin (C.). — A monograph on the sub-class Cirripedia. Vol. II. The Balanidae, the Verrucidae, etc. *Ray Soc.* Londres, 1854.

1950. Davenport (D.). — Studies in the physiology of commensalism, I. The Polynoid genus *Arctonoe*. *Biol. Bull.*, **98**, 81-93.

1884. Delage (Y.). — Evolution de la Sacculine (*Sacculina carcini* Thompson) Crustacé endoparasite de l'ordre nouveau des Kentrogonides. *Arch. Zool. exp. gén.*, 2e sér., **2**, 417-736.

1917. Delsman (H.C.). — Die Embryonalentwicklung von *Balanus balanoides*. *Tijd. Nederl. dierk. Ver.*, **2**, 419-520.

1939. Drach (P.). — Mue et cycle d'intermue chez les Crustacés Décapodes. *Ann. Inst. Océan.*, **19**, 103-391.

1944. Drach (P.). — Etude préliminaire sur le cycle d'intermue et son conditionnement hormonal chez *Leander serratus* (Pennant). *Bull. Biol. France Belg.*, **78**, 40-62.

1967. Drach (P.) et Tchernigovtzeff (C.). — Sur la méthode de détermination des stades d'intermue et son application générale aux Crustacés. *Vie et Milieu*, A, **18**, 595-610.

1879. Gerstaecker (A.). — Arthropoda, *in* Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. *C.F. Winter*, Leipzig, 1866-1879.

1905. Gruvel (A.). — Monographie des Cirrhipèdes ou Thécostracés. *Masson*, Paris, 1905.

1849. Hancook (A.). — Notice on the occurrence, on the British coast, of a burrowing barnacle belonging to a new order of the class Cirripedia. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, **4**, 305-314.

1965. Henry (D.P.) et McLaughlin (P.A.). — Unique occurence of complemental males in a sessile barnacle. *Nature*, **207**, 1107.

1972. Henry (D.P.) et McLaughlin (P.A.). — Comparative morphology of complemental males in four species of *Balanus* (Cirripedia Thoracica). *Crustaceana*, **22**, 13-30.

1958. Ichikawa (A.) et Yanagimachi (R.). — Studies on the sexual organization of the Rhizocephala. I. The nature of « testes » of *Peltogasterella socialis* Krüger. *Annot. Zool. Jap.*, **31**, 82-96.

1960. Ichikawa (A.) et Yanagimachi (R.). — Studies on the sexual organization of the Rhizocephala. II. The reproductive function of the larval (cypris) males of *Peltogaster* and *Sacculina*. *Annot. Zool. Jap.*, **33**, 42-56.

1965. Kaufmann (R.). — Zur Embryonal - und Larvalentwicklung von *Scalpellum scalpellum* L. (Crust. Cirr.). *Z. Morph. Okol. Tiere*, **55**, 161-232.

1922. Krüger (P.). — Die Embryonalentwicklung von *Scapellum scalpellum* L. *Arch. mikr. Anat.*, **96**, 355-386.

1940. Krüger (P.). — Cirripedia und Ascothoracica, *in* Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. *Akad. Verlag*, Leipzig, 1940.

1934. Kühnert (L.). — Beitrag zur Entwicklungsgeschichte von *Alcippe lampas* Hancock. *Z. Morph. Okol. Tiere*, **29**, 45-78.

1921. Nilsson-Cantell (C.A.). — Cirripedien Studien. *Zool. Bidr. Uppsala*, **7**, 75-395.

1872. Noll (F.C.). — *Kochlorine hamata* N., ein bohrender Cirripede. *Bericht Senckenberg. naturf. Gesel.*, 4, 50-58.

1903. Norman (A.M.). — New generic names for some Entomostraca and Cirripedia. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 11, 367-369.

1942. Reinhard (E.C.). — The reproductive role of the complemental males of *Peltogaster. J. Morphol.*, 70, 389-402.

1960. Schlaudt (C.M.) et Young (K.). — Acrothoracic barnacles from the Texas permian and cretaceous. *J. Paleo.*, 34, 903-907.

1960. Smith (R.I.). — Revue de "The Physiology of Crustacea", vol. I, *in* Science, 132, 888-889.

1900. Stebbing (T.R.R.). — On Crustacea brought by Dr Willey from the south seas. *Zool. Res. mat. New Britain, New Guinea coll. Dr Willey*, 5, 677-679.

1967. Stubbings (H.G.). — The Cirriped fauna of tropical west Africa. *Bull. Brit. Mus.* (*Nat. Hist.*), *Zool.*, 15, 229-230.

1953. Tomlinson (J.T.). — A burrowing barnacle of the genus *Trypetesa* (order Acrothoracica). *J. Wash. Acad. Sci.*, 43, 373-381.

1955. Tomlinson (J.T.). — The morphology of an acrothoracican barnacle *Trypetesa lateralis. J. Morphol.*, 96, 97-114.

1960. Tomlinson (J.T.). — *Cryptophialus coronatus*, a new species of acrothoracican barnacle from Dakar. *Bull. I.F.A.N.*, 22, A, 402-410.

1963 *a*. Tomlinson (J.T.). — Acrothoracican barnacles from paleozoic Myalinids. *J. Paleo.*, 37, 164-166.

1963 *b*. Tomlinson (J.T.). — *Lithoglyptes hirsutus* (Cirripedia : Acrothoracia), a new burrowing barnacle from Hawaii. *Pacif. Sci.*, 17, 299-301.

1963 *c*. Tomlinson (J.T.). — Two new acrothoracican cirripeds from Japan. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, 11, 263-280.

1967. Tomlinson (J.T.). — *Berndtia nodosa* sp. nov. (Cirripedia, Acrothoracica) a new burrowing barnacle from Singapour. *Bull. Nat. Mus. Singapore*, 33, 101-115.

1969 *a*. Tomlinson (J.T.). — The burrowing Barnacles (Cirripedia : Order Acrothoracica). *Smith. Inst. Bull.*, 296, 1-162.

1969 *b*. Tomlinson (J.T.). — Shell-burrowing barnacles. *Amer. Zool.*, 9, 837-840.

1960. Tomlinson (J.T.). et Newman (W.A.). — *Lithoglyptes spinatus*, a burrowing barnacle from Jamaica. *Proc. U. S. Nat. Mus.*, 112, 517-526.

1967 *a*. Turquier (Y.). — Description d'un nouveau *Trypetesa* Norman (= *Alcippe* Hancock), Cirripède Acrothoracique des côtes françaises de la Manche. *Cahiers Biol. Mar.*, 8, 75-87.

1967 *b*. Turquier (Y.). — Le développement larvaire de *Trypetesa nassarioides* Turquier, Cirripède Acrothoracique. *Arch. Zool. exp. gén.*, 108, 33-47.

1967 *c*. Turquier (Y.). — L'embryogenèse de *Trypetesa nassarioides* Turquier (Cirripède Acrothoracique). Ses rapports avec celle des autres Cirripèdes. *Arch. Zool. exp. gén.*, 108, 111-137.

1968. Turquier (Y.). — Recherches sur la biologie des Cirripèdes Acrothoraciques. I. L'anhydrase carbonique et le mécanisme de perforation du substrat par *Trypetesa nassarioides* Turquier. *Arch. Zool. exp. gén.*, **109**, 113-122.

1970 *a*. Turquier (Y.). — Influence de l'âge des larves de *Trypetesa* (= *Alcippe*) *nassarioides* Turquier (Cirripède Acrothoracique) sur leur comportement au moment de la métamorphose. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **270**, 960-962.

1970 *b*. Turquier (Y.). — Recherches sur la biologie des Cirripèdes Acrothoraciques. II. Comportement des larves de *Trypetesa nassarioides* Turquier et de *Trypetesa lampas* (Hancock) au moment de leur métamorphose. *Arch. Zool. exp. gén.*, **111**, 265-300.

1970 *c*. Turquier (Y.). — Recherches sur la biologie des Cirripèdes Acrothoraciques. III. La métamorphose des cypris femelles de *Trypetesa lampas* (Hancock) et de *Trypetes nassarioides* Turquier. *Arch. Zool. exp. gén.*, **111**, 573-628.

1971 *a*. Turquier (Y.). — Recherches sur la biologie des Cirripèdes Acrothoraciques. IV. La métamorphose des cypris mâles de *Trypetesa nassarioides* et de *Trypetesa lampas* (Hancock). *Arch. Zool. exp. gén.*, **112**, 301-348.

1971 *b*. Turquier (Y.). — Recherches sur la biologie des Cirripèdes Acrothoraciques. V. Etude du tégument et de la mue chez les Trypetesidae des côtes françaises. *Arch. Zool .exp. gén.*, **112**, 397-432.

1972. Turquier (Y.). — Recherches sur la biologie des Cirripèdes Acrothoraciques. VI. Contribution à l'étude de la reproduction et du déterminisme du sexe chez les Trypetesidae des côtes françaises. *Arch. Zool. exp. gén.*, **113**, 167-196.

1950 *a*. Utinomi (H.). — A new remarkable coral-boring acrothoracican cirriped. *Mem. Coll. Sci. Univ. Kyoto*, B, **19**, 83-89.

1950 *b*. Utinomi (H.). — On another form of Acrothoracica, newly found from Formosa. *Mem. Coll. Sci. Univ. Kyoto*, B, 19, 91-96.

1957. Utinomi (H.). — Studies on the Cirripedia Acrothoracica. I. Biology and external morphology of the female of *Berndtia purpurea* Utinomi. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, **6**, 1-26.

1960. Utinomi (H.). — Studies on the Cirripedia Acrothoracia. II. Internal anatomy of the female of *Berndtia purpurea* Utinomi. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, **8**, 223-279.

1961. Utinomi (H.). — Studies on the Cirripedia Acrothoracica. III. Development of the female and male of *Berndtia purpurea* Utinomi. *Publ. Seto. Mar. Biol. Lab.*, **9**, 413-446.

1963. Utinomi (H.). — Studies on the Cirripedia Acrothoracica. IV. Morphology of the female of *Balanodytes taiwanus* Utinomi. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, **11**, 57-73.

1964. Utinomi (H.). — Studies on the Cirripedia Acrothoracica. V. Morphology of *Trypetesa habei* Utinomi. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, **12**, 117-132.

1947. Vaghin (V.L.). — Cleavage in Ascothoracica and its connexion with the original type of cleavage in Arthropoda. *C.R. (Doklady) acad. Sci. URSS*, **55**, 363-366.

1943. Veillet (A.). — Note sur le dimorphisme des larves de *Lernaeodiscus galatheae* Norman et Scott, et sur la nature des « mâles larvaires » des Rhizocéphales. *Bull. Inst. Océan. Monaco,* 841, 1-4.

1952. Veillet (A.). — Métamorphose de la larve cypris du Rhizocéphale *Gemmosaccus sulcatus* Lilljorg. *C.R. Acad. Sci. Paris,* 234, 1310-1312.

1960. Veillet (A.). — Observation de la fixation des larves mâles chez le Cirripède parasite *Septosaccus cuenoti* Duboscq. Dimorphisme des larves de Rhizocéphales. *Bull. Soc. Sci. Nancy,* **19,** 109-112.

1961. Veillet (A.). — Sur la métamorphose et le déterminisme du sexe du Cirripède *Scalpellum scalpellum* Leach. *C.R. Acad. Sci. Paris,* **253,** 3087-3088.

1969. Walley (L.J.). — Studies on the larval structure and metamorphosis of *Balanus balanoides* (L.). *Phil. Trans. Roy. Soc. London,* B, **256,** 237-280.

1970. White (F.). — The chromosomes of *Trypetesa lampas* (Cirrepedia, Acrothoracica). *Mar. Biol.,* **5,** 29-34.

1961. Yanagimachi (R.). — Studies on the sexual organization of the Rhizocephala. III. The mode of sex determination in *Peltogasterella. Biol. Bull.,* **120,** 272-283.

1967. Yanagimachi (R.) et Fujimaki (N.). — Studies on the sexual organization of the Rhizocephala. IV. On the nature of "testis" of *Thompsonia. Annot. Zool. Jap.,* 18, 130-134.

IMP. LOUIS-JEAN 05 GAP